Vergleichende Untersuchungen an Schlüpfstadien von neun Pulmonaten - Arten *(Mollusca, Gastropoda)*

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Peter ARNI

aus Bibern (Solothurn)

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1973

1971

Vergleichende Untersuchungen an Schlüpfstadien von neun Pulmonaten - Arten *(Mollusca, Gastropoda)*

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Peter ARNI

aus Bibern (Solothurn)

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1973

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Dozenten P.D. Dr. P. Fioroni und Prof. Dr. W. Stingelin.

Basel, den 14. Dezember 1971

Prof. Dr. H. P. LAUBSCHER
Dekan

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Separatabdruck aus *Revue Suisse de Zoologie*
Bd. 80, Heft 2, Jahr 1973

CURRICULUM VITAE

Als Sohn des Hermann Arni, Chemiker in Basel und der Susanne geb. Müller wurde ich, Peter Christian Arni, von Bibern (Solothurn), am 8. September 1944 in Basel geboren. Ich besuchte die Primarschule und anschliessend das Mathematisch-Naturwissenschaftliche Gymnasium in Basel, wo ich 1963 die Maturitätsprüfung Typus C bestand.

Im Jahr 1970 verheiratete ich mich mit Sibylle Im Obersteg aus Basel und Boltigen (Bern).

Ich immatrikulierte mich 1963 an der Universität Basel und studierte Zoologie als Hauptfach, Botanik, Chemie und Bakteriologie-Hygiene als Nebenfächer.

Vorlesungen und Kurse belegte ich bei folgenden Dozenten: P. Buchner, H. Erlenmeyer, S. Fallab, P. Fioroni, E. Flückiger, M. Geiger-Huber, R. Geigy, C. Grob, H. Löffler, H. Nüesch, A. Portmann, M. Reiff, H. Reinhardt, A. Salmony, R. Schenkel, D. Senn, R. Stamm, W. Stingelin, Ch. Tamm, M. Thürkauf, H. Zoller.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn P. D. Dr. P. Fioroni an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546026_0039

Revue suisse Zool.	Tome 80	Fasc. 2	p. 323-402	Genève, août 1973

Vergleichende Untersuchungen an Schlüpfstadien von neun Pulmonaten - Arten *(Mollusca, Gastropoda)*

von

Peter ARNI *

Mit 48 Textabbildungen und Tabellen

INHALTSÜBERSICHT

I. Einleitung 324

II. Material und Methoden

A. Aufzucht 329
B. Histologische Methoden 330

III. Beschreibung der Schlüpfstadien

A. Basommatophora

1. *Planorbis corneus* 331
2. *Physa acuta* 337
3. *Limnaea stagnalis* 342

B. Stylommatophora

1. *Arianta arbustorum* 347
2. *Helix pomatia* 357
3. *Achatina reticulata* 361
4. *Arion empiricorum* 366

* Zoologische Anstalt der Universität Basel.

5. *Deroceras agrestis* 372
6. *Succinea putris* 377

IV. Diskussion
A. Variabilität im Schlüpfstadium innerhalb der Art 386
B. Vergleich Schlüpfstadium-Adulttier 387
C. Die Mitteldarmdrüse
1. Die Lage der Mitteldarmdrüsendivertikel 389
2. Histologische Befunde
A. Eiklarspeicherung 391
B. Zur Histogenese der Mitteldarmdrüse 392
D. Über den Einfluss des Eiklars auf die Entwicklung 393

Zusammenfassung 396

Résumé 397

Summary 398

Literaturverzeichnis 398

Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen 402

I. EINLEITUNG

Entgegen den Prosobranchiern (vgl. z.B. Fioroni, 1966, 1970, 1971) sind die Opisthobranchier und Pulmonaten embryologisch relativ schlecht untersucht, sowohl in Bezug auf den Entwicklungsablauf als auch den Schlüpfzustand. In den bisherigen Untersuchungen von Pulmonaten-Ontogenesen sind vor allem die Frühentwicklung und die Genese der Organsysteme berücksichtigt worden (vgl. z.B. Rabl, 1875 (Wasserpulmonaten); Fol, 1880 (*Helix*, *Limax*, *Arion*, Wasserpulmonaten); Wierzejski, 1905 (*Physa*); Carrick, 1939 (*Agriolimax*); Ghose, 1962 ff (*Achatina*)). Das Schlüpfstadium wurde meist kaum beachtet oder nur unpräzis beschrieben. Erst in neueren Arbeiten (Weiss, 1968 (*Deroceras*, *Arion*); Cumin, 1972 (*Limnaea*)) ist auch das Schlüpfstadium genauer dargestellt worden.

In der vorliegenden Arbeit werden die Schlüpfstadien verschiedener Pulmonaten analysiert. Der Schlüpfzustand ist vor allem bei Avertebraten weitgehend eine Funktion der embryonalen Ernährung. Nährstoffreichtum erlaubt beispielsweise bei den Prosobranchiern ein Schlüpfen im Kriechstadium, während Formen mit wenig embryonalem Nährstoff ein freies Praeveliger- oder Veligerstadium durchmachen. Auf den ersten Blick scheint eine Untersuchung bei Pulmonaten wenig aussichtsreich, da alle Arten mit mehr oder weniger grossen Eiklarreserven ausgestattet sind. Anderseits gibt es auch bei den Prosobranchiern

mit vergleichbaren Nährstoffreserven reiche Ontogenese-Varianten und damit unterschiedliche Schlüpfstadien.

Fast alle Pulmonaten-Arten verlassen die Eihüllen als äusserlich adultähnliches Kriechstadium. Nach FIORONI (1966 ff) darf ihre Entwicklung jedoch nicht als „direkt" bezeichnet werden, da die Keime wie bei allen Gastropoden einen Metamorphoseprozess durchmachen, der im Schlüpfstadium noch nicht abgeschlossen ist.

Der Pulmonatenembryo bildet in Anpassung an die weitgehend innerhalb der Eihüllen verlaufende Entwicklung und den damit verbundenen Reichtum an Deutolecith (perivitelline Flüssigkeit, Eiklar (FIORONI und PORTMANN, 1968)) besonders spezialisierte Larvalorgane aus: Aeusserlich auffällig sind die transitorische Kopfblase bei den Basommatophora, sowie die Kopf- und Fussblase bei den Stylommatophora. Sie dienen der Zirkulation der Körperflüssigkeit und vermutlich auch dem Gasaustausch mit der Umgebung (vgl. z.B. CARRICK, 1939). Die Kopfblase wird resorbiert und ist im Schlüpfstadium bereits abgebaut, während die Fussblase der Stylommatophora oft erst nach dem Schlüpfen abgeworfen wird.

Weitere larvale Bildungen transitorischer Natur sind die Urnieren, die Nuchalzellen, welche vermutlich exkretorische Funktion haben und das Velum. Dieses ist bei den Stylommatophora stark reduziert oder fällt ganz weg. Der Cilienwulst im Oesophag ist ebenfalls ein transitorisches Larvalorgan und dient zur Aufnahme der perivitellinen Flüssigkeit. Zur Verarbeitung des Eiklars wird in der frühen Embryonalzeit ein Abschnitt des Mitteldarmgebietes zum sogenannten Eiklarsack differenziert. Dieser dient zur Speicherung und Verdauung der perivitellinen Flüssigkeit. Nach den meisten Autoren wird er später in die adulte Mitteldarmdrüse einbezogen. Zum Teil wird angenommen, dass der Eiklarsack allein an der Bildung der Mitteldarmdrüse beteiligt sei (GEGENBAUR, 1851 (Stylommatophora); RABL, 1875 (Wasserpulmonaten); FOL, 1880 (*Helix*, *Limax*, *Arion*, Wasserpulmonaten); BROCK, 1886 (Stylommatophora); WIERZEJSKI, 1905 (*Physa*); CARRICK, 1939 (*Agriolimax*)). JOURDAIN (1884) beschreibt bei *Limax* neben dem sich zur Mitteldarmdrüse umbildenden Eiklarsack noch eine „glande hépatique annexe". Nach MEISENHEIMER (1898) entsteht bei *Limax* die Mitteldarmdrüse aus zwei Magendivertikeln. Das Eiklarorgan wandelt sich später um und gliedert sich einem der beiden Divertikel an. BLOCH (1938) hat für *Limnaea*, *Planorbis* und *Physa*, GHOSE (1962) für *Achatina*, ein vollständiges Atrophieren des Eiklarsackes beschrieben. In neuerer Zeit sind diese umstrittenen Verhältnisse für einige Arten in detaillierten Arbeiten geklärt worden: WEISS (1968) zeigt für *Deroceras* und *Arion*, dass das Eiklarorgan nur einen Teil des adulten linken Mitteldarmdrüsendivertikels bildet, während der übrige Teil aus dem Magen auswächst. Der rechte Abschnitt entsteht allein aus einem Magendivertikel. CUMIN (1972) weist für *Limnaea* nach, dass entgegen der Annahme

von BLOCH der Eiklarsack zu einem Teil der adulten Mitteldarmdrüse umgebildet wird, ähnlich wie bei *Deroceras* und *Arion*. Der Eiklarsack ist also mindestens bei diesen Arten ein partielles Larvalorgan (vgl. CUMIN; FIORONI, 1971).

PORTMANN (1925 ff) und FIORONI (1965 ff) haben in verschiedenen Arbeiten über Prosobranchier-Ontogenesen betont, dass der Reichtum an embryonalen Nährstoffen neben der starken Abänderung der Entwicklung des Mitteldarmsystems auch eine Verzögerung in der Ausbildung einzelner Organe und eine hemmende Wirkung auf die definitive Ausgestaltung der Mitteldarmdrüse zur Folge hat. WEISS und CUMIN bestätigen diese Ausführungen an den von ihnen untersuchten Pulmonaten.

In der vorliegenden Arbeit wird untersucht, welche embryonalen Merkmale die frisch geschlüpften Pulmonaten noch aufweisen und inwiefern der Metamorphoseprozess folglich im Schlüpfstadium noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden darf.

Es wird ferner versucht im Vergleich mit den bekannten Mitteldarmdrüsengenesen von *Limnaea*, *Deroceras* und *Arion* die Entwicklung der Mitteldarmdrüse bei weiteren Arten zu klären.

Schliesslich wird untersucht, welchen Einfluss die grosse Menge Deutolecith, welche in den Pulmonateneiern vorhanden ist, auf die Entwicklung der Organe hat.

Im Folgenden werden zum besseren Verständnis dieser Arbeit einige Begriffe definiert:

— Der **Schalendurchmesser** gibt die Grösse derjenigen Schalen an, deren Schalenspirale in einer Ebene liegt. **Schalenlänge** verwendet man für Schalen, deren Schalenspirale längs der Spindelachse bereits etwas auseinandergezogen ist (Abb. 1).

— Bei Pulmonaten ist die Mantel- von der Atem- oder Lungenhöhle zu sondern. Die Mantelhöhle ist die Rinne am Schalenrand, welche zwischen der Körperoberfläche und dem der Schale anliegenden Mantel besteht. Die Atemhöhle liegt im Weichkörper in der letzten Schalenwindung. Sie ist durch die Atemöffnung mit der Mantelhöhle verbunden. Die Atemhöhle entsteht unabhängig von der Mantelhöhle aus einer Einstülpung des Ektoderms (MEISENHEIMER, 1899, (*Limax*); RÉGONDEAU, 1964 und CUMIN (*Limnaea*)).

— Die Darmorgane setzen sich aus ektodermalen und entodermalen Anteilen zusammen. Ektodermal sind Mundhöhle, Pharynx, Radulatasche und Vorderdarm. Der caudale Abschnitt vom Vorderdarm kann als Kropf ausgebildet sein.

Entodermal sind Magen, Mitteldarmdrüse und Enddarm. Die Mitteldarmdrüse besteht im Schlüpfstadium wie beim adulten Tier aus zwei Divertikeln, welche dem Magen anliegen und mit ihm durch eine Öffnung verbunden sind.

Um die Beschreibung zu vereinfachen, nennen wir den meist grösseren, im Embryo ursprünglich links gelegenen Abschnitt, Mitteldarmdrüsendivertikel I, den ursprünglich rechten Abschnitt Mitteldarmdrüsendivertikel II (vgl. p. 389 ff).

Jeder Divertikel der adulten Drüse besteht aus vielen traubenartig um einen Hauptgang angeordneten Schläuchen, welche mehrfach verzweigt und ausgebuchtet sind. Die Ausbuchtungen und blinden Drüsenschläuche werden auch

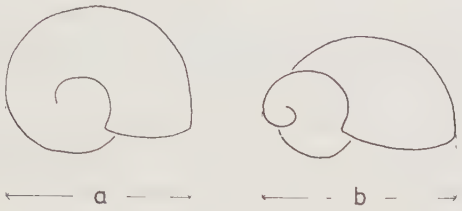

Abb. 1.

a. Schalendurchmesser
b. Schalenlänge

Follikel genannt. Nach Thiele (1953) sind in der adulten Mitteldarmdrüse drei Zellsorten zu unterscheiden. Auch Sumner (1965, 1966) ist zu ähnlichen Resultaten gekommen:

1. Sekretions-Resorptionszellen (SR-Zellen): Die Zellen sind meist zylindrisch; ihr Kern liegt basal oder ist bis zur Mitte vorgeschoben. Im Zellkörper sind Granula zu erkennen, welche je von einer Vakuole umgeben sind. Die Grösse der Granula variiert von Art zu Art und auch innerhalb der Art, je nach Ernährungszustand der Tiere. Am apikalen Rand der Zelle besteht ein feingranulierter Saum, welcher oft eine vertikale Streifenstruktur aufweist. Bei manchen Arten weisen die SR-Zellen einen Stäbchensaum auf (Abb. 45).
2. Kalkzellen: Sie sind durch einen grossen Kern mit deutlichem Nukleolus gekennzeichnet (Abb. 5). Sie liegen im adulten Drüsenepithel in verschiedenen Entwicklungsstadien vor. Im Stadium I sind sie zylindrisch, der noch wenig vergrösserte Kern liegt basal. Im Stadium II ist ihre Form konisch, dreieckig oder fast rund; sie sind niedriger als die SR-Zellen. Sie enthalten kleine lichtbrechende Körnchen von 2—4 μ Durchmesser, die allerdings von den Fixierlösungen meistens aufgelöst werden. Der Kern ist gross, kugelig und weist einen Nukleolus auf. Im Endstadium III enthalten die Zellen grosse Vakuolen, welche mit einer gelben Flüssigkeit und braun gefärbten Granulaballen angefüllt sind. Das Plasma ist völlig geschwunden und der Kern ist zum Teil geschrumpft. Die Kalkzellen sind holokrin, im Gegensatz zu den merokrinen SR-Zellen.

3. Aus der dritten Zellsorte, den indifferenten (undifferenzierten) Zellen, können sowohl SR-Zellen als auch Kalkzellen entstehen. Sie sind schmal und langgestreckt; ihr Plasma ist feingranuliert und der Kern ist oft lang-oval bis spindelförmig (Abb. 5).

Für die Beschreibung der Schlüpfstadien werden folgende weitere Begriffe gebraucht:

— **Eiklarzellen** enthalten grosse, mit Eiklar gefüllte Vakuolen.

— Der **Eiklarsack** ist derjenige Teil der Mitteldarmdrüse, welcher ausschliesslich aus Eiklarzellen besteht.

— Im **Mitteldarmdrüsenepithel** lassen sich junge Kalkzellen und SR-Zellen finden. Daneben kommen undifferenzierte Zellen vor und, je nach Art, mehr oder weniger Eiklarzellen.

Bei den Basommatophora bestehen beide Mitteldarmdrüsendivertikel im Schlüpfstadium aus Eiklarsack und Mitteldarmdrüsenepithel. Die Stylommatophora weisen nur einen Eiklarsack auf, welcher dem Divertikel I zugeordnet ist. Weiss (1968) hat für *Deroceras reticulatum* in ihrer Abb. 20 die Genese der Mitteldarmdrüsenzellen dargestellt: Aus den undifferenzierten Zellen können SR-Zellen, Eiklarzellen und Kalkzellen entstehen. Die Eiklarzellen werden am Ende der Embryonalperiode und in der ersten postembryonalen Zeit zu SR-Zellen umgewandelt. Für die vorliegende Arbeit sind die von Weiss dargestellten Umwandlungsstadien von Eiklarzellen in SR-Zellen wichtig, da sie auch bei andern Pulmonaten vorkommen. In der Abbildung von Weiss sind die für uns wichtigen Stadien mit b.), c.), m.), l.) und e.) bezeichnet. Die übrigen Stadien sind für diese Arbeit unwichtig. Wir übernehmen die Bezeichnungen von Weiss, da sie einen leichten Vergleich mit ihrer Darstellung erlauben. Die Eiklarzelle im Stadium b.) enthält eine einheitliche riesige Vakuole. Im Stadium c.) sind neben der grossen Vakuole mehrere kleine Randvakuolen entstanden. Im darauffolgenden Stadium m.) ist die Zahl der Randvakuolen auf Kosten der grossen Vakuole vermehrt. Das Stadium l.) weist mehrere ungefähr gleiche kleine Vakuolen auf. Im darauffolgenden Stadium e.) enthält die nun fast fertig ausdifferenzierte junge SR-Zelle viele Granula.

Die definitive Niere der meisten Basommatophora mündet ohne Ausbildung eines von der Niere getrennten Harnleiters direkt in die Atemhöhle. Die Niere besteht aus einem exkretorischen Teil, der Urinkammer, und einem ausführenden Teil. Die Stylommatophora weisen einen von der Niere getrennten Harnleiter, den Ureter, auf, welcher vom Nierenporus zum Atemloch führt. Denjenigen Teil des Ureters, welcher der Niere anliegt, nennt man primären Ureter, den übrigen Teil sekundären Ureter.

In der Beschreibung der Schlüpfstadien wird als Hauptvertreter für die Basommatophora *Planorbis* dargestellt. *Physa* und *Limnaea* zeigen ähnliche Verhältnisse. Die Stylommatophora weisen zwischen den Familien grössere Unterschiede auf als die Basommatophora. Jede der untersuchten Arten, welche eine Familie repräsentiert, wird darum genauer dargestellt. Bei den Heliciden sind zwei Arten untersucht worden. Hier wird *Arianta* detaillierter beschrieben, weil sie leichter zu züchten ist, und sich für histologische Untersuchungen besser präparieren lässt als *Helix*.

Herrn Prof. Dr. P. Fioroni danke ich herzlich für die Leitung der Arbeit.

Ebenso gilt mein Dank Frl. E. Banderet für die Ratschläge bei der Herstellung der Präparate und Herrn Dr. R. Cumin, welcher mir beim Einsammeln und Züchten der Schnecken behilflich gewesen ist.

II. MATERIAL UND METHODEN

A. Aufzucht

Zur Untersuchung gelangten drei Arten aus der Ordnung der Basommatophora und sechs Arten aus der Ordnung der Stylommatophora:

Basommatophora	*Planorbis corneus* L.
	Physa acuta Drap.
	Limnaea stagnalis L.
Stylommatophora	*Arianta arbustorum* (*Arianta* (Leach), *Helicigona* (Fér.))
	Helix pomatia L.
	Achatina reticulata Pfr.
	Arion empiricorum Fér.
	Deroceras agrestis L.
	Succinea putris L.

Adulte Schnecken wurden in der Region von Basel eingesammelt. Achatschnecken wurden uns freundlicherweise vom Zoologischen Garten Basel geschenkt. Die Basommatophora wurden in Glasaquarien ohne Bepflanzung bei 25° C gehalten. *Succinea* wurde bei gleicher Temperatur in ein Aquarium mit teils sand-, teils wasserbedecktem Boden gebracht. *Achatina* und *Helix* lassen sich ebenfalls bei 25° C in Gefässen, deren Boden mit einer feuchten Erdschicht bedeckt ist, züchten. *Arion*, *Arianta* und *Deroceras* wurden in Gefässen mit feuchter Erde am Boden bei Zimmertemperatur von 19°—22° C gehalten (vgl. p. 330).

Die Wasserpulmonaten und *Succinea* legen ihre Eier in Gallerte eingepackt ab. Die Eier von *Physa*, *Limnaea* und *Succinea* können leicht von der Gallerthülle

befreit werden. Sie wurden nach der Methode von Raven (Utrecht) in Petri-Schalen auf einem schmalen Agar-Agar-Band, welches mit destilliertem Wasser feucht gehalten wird, bei 25° C aufgezogen (vgl. CUMIN). Die leicht verletzbaren Eier von *Planorbis* können nur schlecht von ihrer zähen Gallerthülle befreit werden und entwickeln sich nachher nicht normal. Gute Aufzuchtergebnisse erhält man, wenn man den ganzen Laich auf ein Agar-Agar-Band bringt, oder wenn man die Laiche sich in einem kleinen, mit Wasser gefüllten und belüfteten Gefäss bei 25° C entwickeln lässt.

Die Eier von *Helix* wurden ebenfalls bei 25° C aufgezogen. Da sie bei zu grosser Feuchtigkeit verpilzen und absterben, wurden sie in ein mit feuchtem Sand gefülltes Gefäss gebracht. Kurz vor dem Schlüpfen der Jungtiere wurden sie in die Mitte einer trockenen Petri-Schale gelegt und mit feuchtem Filterpapier umgeben, so dass die Eier selbst trocken blieben. Mit den Eiern von *Achatina* wurde ähnlich verfahren, nur muss man sie auf feuchtes Filterpapier legen, da die harte Eischale auf Trockenheit sehr empfindlich ist.

Die Eier von *Arianta*, *Arion* und *Deroceras* konnten weder auf Agar-Agar noch in feuchtem Sand bei 25° C zu vollständiger Entwicklung gebracht werden. Ihre optimale Entwicklungstemperatur liegt tiefer. Die Gelege dieser Arten wurden in ein grosses, mit feuchtem Sand gefülltes Gefäss gebracht (nach SCHÖTTLI, 1970) und bei Zimmertemperatur von 19°—22° C aufgezogen. Kurz vor dem Schlüpfen der jungen Schnecken wurden die Gelege herausgenommen und wie die Eier von *Helix* in eine trockene Petri-Schale gebracht und mit einem Ring aus feuchtem Filterpapier umgeben. Die Aufzucht im Sandbecken gewährt gute Durchlüftung, relativ konstante Feuchtigkeit und geringe Temperaturschwankungen.

Die beschriebene Zuchtmethode hat für *Helix* eine wesentlich kürzere Entwicklungszeit ergeben, als sie in der Literatur (vgl. KÜNKEL, 1916) beschrieben ist (Tab. II). 25° C ist für *Helix* offenbar eine sehr günstige Entwicklungstemperatur.

B. Histologische Methoden

Die frisch geschlüpften Tiere wurden vor dem Fixieren mit Kokain gelähmt, um ein starkes Zurück- oder Zusammenziehen zu verhindern. Als Fixiermittel eigneten sich: wässeriger Bouin, Sublimat-Eisessiggemisch nach CARRICK (1 ml Eisessig auf 20 ml gesättigte Sublimatlösung), Cobaltnitrat-Sublimat nach da Fano und Susa nach Heidenhain. Formol hat sich für Achatina ebenfalls gut bewährt. Die Fixierungsdauer betrug je nach Grösse des Schlüpfstadiums 5 bis 24 Stunden. Die Tiere wurden in Paraplast eingebettet und mit dem Schlittenmikrotom geschnitten. Die Schnittdicke betrug 5 und 7 μ.

Um die Zersplitterung der Eiklar enthaltenden Teile der Tiere zu verhindern, wurde die Schnittfläche des eingespannten Blockes vor jedem Schnitt mit einem von Seifenwasser durchtränkten Wattebausch befeuchtet. Folgende Färbemethoden wurden benützt: Saures Hämalaun (nach Mayer) mit Benzopurpurin, Eosin, oder Orange G als Gegenfärbung, Azan, Hämatoxylin-Eosin-Lichtgrün (Prenant) und die PAS-Methode (Mod. Anat. Basel). Die Präparate wurden mit Eukitt eingedeckt. Da beim Überführen der Schnitte in Eukitt über Xylol die Eiklar enthaltenden Teile der Tiere oft zerstört werden, wurden einzelne Präparate nur mit wässrigen Farbstoffen gefärbt (Saures Hämalaun, als Gegenfärbung Eosin oder Benzopurpurin in wässeriger Lösung) und mit Glycerin-Gelatine eingedeckt. Diese Methode ergibt oft viel besser erhaltene Eiklarzellen. Zur Herstellung der räumlichen Darstellungen der Schlüpfstadien wurden Schnittserien mit Hilfe eines Zeichentubus oder eines Mikroansatzes zum Leitz-Prado Diaprojektor auf Kalkpapier übertragen. Die plastischen Darstellungen sind das Ergebnis dieser Methode, die durch Beobachtungen an lebenden und sezierten Tieren ergänzt wurde. Die Abbildungen von Schnitten wurden mit Hilfe eines Zeichentubus zum Wild M11 Mikroskop hergestellt.

III. BESCHREIBUNG DER SCHLÜPFSTADIEN

A. Basommatophora

1. *Planorbis corneus (Planorbidae)*

a. *Aussenform*

Schale: Sie ist linksgewunden. Ihr Durchmesser beträgt 0,68 mm, sie zählt eine Windung. Ihre Oberfläche ist quer profiliert.

Weichkörper: Er weist noch nicht adulte Proportionen auf. Der Fuss reicht nicht bis zum Ende der Schale. Die Fühler sind stumpf und kurz, an ihrer Basis liegen die Augen. Eine Podocyste (Fussblase) ist nicht vorhanden (Abb. 2).

b. *Organe*

Darmorgane: Die Mundhöhle ist kurz. Der Kiefer besteht aus einer rechteckigen Platte; er ist am Pharynxdach befestigt und bedeckt dieses im cephalen Teil. Im Pharynxdach sind medial zwei nebeneinanderliegende, bewimperte, längsverlaufende Zellreihen vorhanden. Die Radula ist im Prinzip wie beim Adulttier gebaut, sie ist jedoch kleiner. Der Oesophag besteht aus einem einschichtigen Epithel mit kubischen Zellen von ca. 7,5 µ Höhe. Ihre Zellkerne liegen basal; darüber sind Vakuolen vorhanden. Am apikalen Zellrand findet man eine dichte, granulierte Plasmaschicht. Im cephalen Teil ist der Oesophag bewimpert,

während der caudale Teil meist keine Bewimperung zeigt. Über dem mittleren Abschnitt des Oesophags liegt die paarige Speicheldrüse. Ihre beiden Teile sind caudal verwachsen. Die Zellen der Speicheldrüse sind ovoid; sie messen im

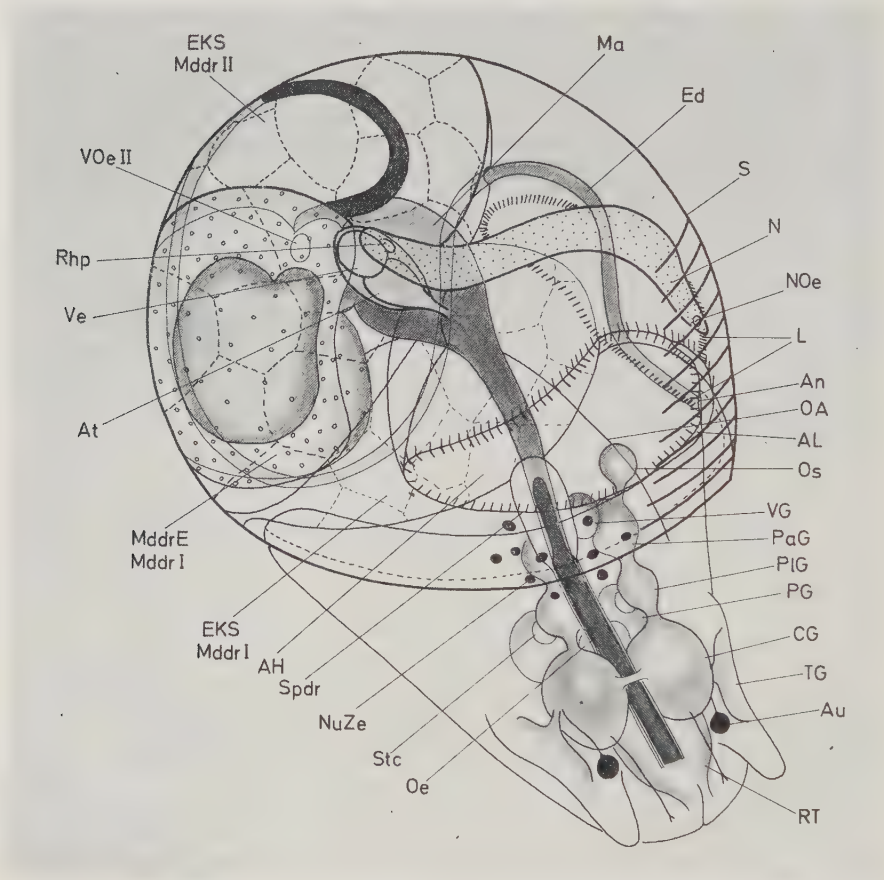

Abb. 2.

Planorbis corneus
Schlüpfstadium, Schalenlänge: 0,68 mm.

Durchmesser 30 auf 15 μ. Der Zellkörper ist von vielen kleinen Vakuolen durchsetzt. Die Kerne sind rund; ihr Durchmesser beträgt ca. 9 μ. Die grössten Zellen sind caudal zu finden. Die Ausführgänge bestehen aus einschichtigem kubischem Epithel. Sie führen rechts und links dem Oesophag anliegend in den Pharynx. Der Magen ist aus einem einschichtigen Zylinderepithel aufgebaut, welches von mehreren Schichten von Muskelzellen umgeben ist. Die Höhe des Zylinder-

epithels beträgt 13—14 μ. Seine runden bis ovoiden Zellkerne messen ca. 5 μ Durchmesser und liegen basal oder in der Mitte der Zelle. Am apikalen Zellrand ist das Plasma dicht und fein granuliert. Der Enddarm verlässt den Magen caudal; er führt nach dorsal und cephal. Unter der dorsalen Schalenwand biegt er nach links und führt der Schale anliegend wieder nach caudal ventral. Dann beschreibt er im linken Körperteil zwei Schlaufen und mündet ventral der Atemöffnung nach aussen. Bei einigen der untersuchten Tiere ist die Afteröffnung noch geschlossen. Sie bildet sich offenbar gerade im Schlüpfstadium. Entsprechend der linksgewundenen Schale liegen Anus und Atemöffnung auf der linken Seite des Tieres.

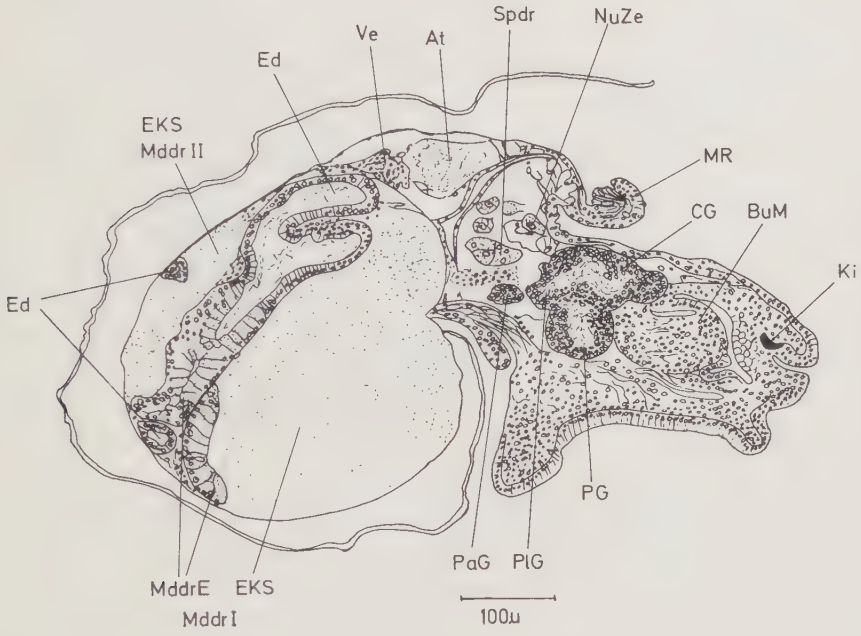

Abb. 3.

Planorbis corneus
Sagittalschnitt.

Der Enddarm besteht in Magennähe aus kubischen Zellen von ca. 6 μ Höhe; in der Anusregion sind seine Zellen etwas erhöht. Er ist in seiner ganzen Länge bewimpert.

Die Mitteldarmdrüse setzt sich im Schlüpfstadium aus zwei sackartigen Abschnitten zusammen, zwischen die der Magen eingebettet ist. Da *Planorbis* eine linksgewundene Schnecke ist, finden wir den grösseren Mitteldarmdrüsendivertikel I auf der rechten Seite des Magens. Er füllt den inneren Teil der Schale

aus, ist links vom Magen und caudal vom Mitteldarmdrüsendivertikel II begrenzt. Der Divertikel I besteht aus Eiklarsack und Mitteldarmdrüsenepithel.

— Der Eiklarsack bildet den grösseren cephalen Abschnitt. Er besteht aus einer Schicht grosser Eiklarzellen von 100—110 μ Durchmesser. Oft ist ihre grosse Vakuole in wenige kleinere aufgeteilt. Die Zellkerne sind in eine basale Ecke der Zelle gedrängt. Der Eiklarsack enthält nur ein kleines Lumen. Seine Zellen nehmen gegen das Mitteldarmdrüsenepithel zu etwas an Grösse ab. Caudal ist der Eiklarsack offen, er grenzt dort an das Mitteldarmdrüsenepithel (Abb. 4).

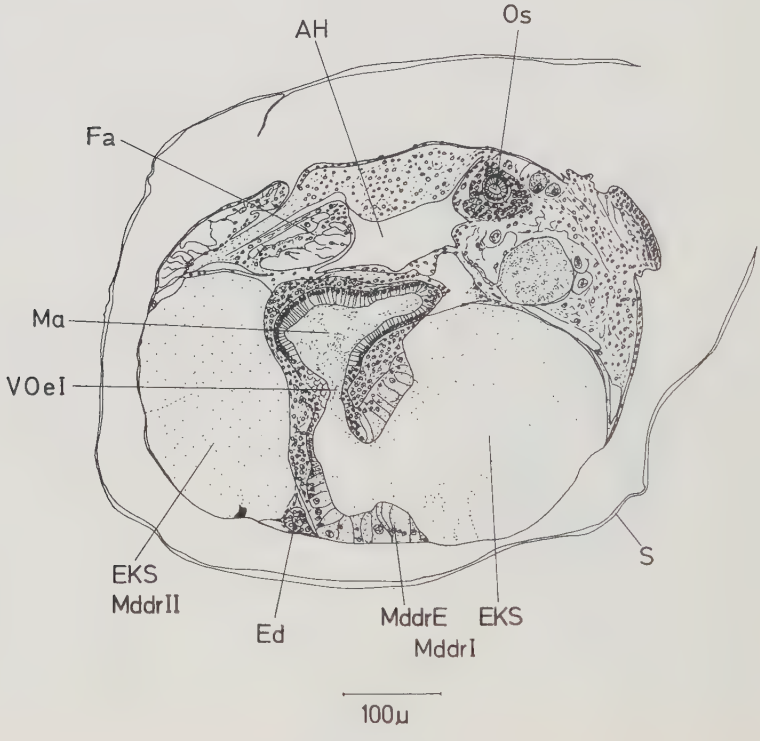

Abb. 4.

Planorbis corneus
Frontalschnitt.

— Dieses bildet einen Beutel mit trichterförmiger Öffnung, welche gegen cephal gerichtet ist. Der Rand der Öffnung berührt die caudalen Randzellen des Eiklarsackes (Abb. 3, 4). Das Mitteldarmdrüsenepithel ist einschichtig; es enthält ein mit Eiklar gefülltes Lumen. In seinem Epithel sind die verschiedenen Zelltypen der adulten Drüse bereits zu erkennen. Man findet häufig junge

SR-Zellen. Sie gleichen den von Weiss für *Deroceras* beschriebenen Stadien 1.) und e.). Ihre Zellhöhe beträgt 27—30 μ; die basalen ca. 6 μ durchmessenden Kerne sind rund. Daneben sind junge Kalkzellen anzutreffen. Sie sind am grösseren Kern (Durchmesser ca. 9 μ) zu erkennen. Über dem Kern sind eine bis zwei Vakuolen zu beobachten, welche oft einen kugeligen Einschluss enthalten. Man findet auch Kalkzellen, die noch keine Vakuole besitzen. Neben diesen beiden Zellsorten sind kleine undifferenzierte Zellen vorhanden, deren Kerne etwa 6 μ Durchmesser aufweisen (Abb. 5). Der Übergang Mitteldarmdrüsenepithel-Eiklarsack ist nicht kontinuierlich. Das Drüsenepithel stösst dort an kleinere Eiklarzellen, deren Höhe ca. 60 μ und deren Breite 75—90 μ beträgt (Abb. 5).

Eine runde Öffnung von ca. 30 μ Durchmesser im caudalen rechten Teil des Magens stellt die Verbindung zum Mitteldarmdrüsenepithel her (Abb. 4). Das Zylinderepithel des Magens schliesst an dieser Stelle an das Drüsenepithel an. Den Übergang bilden undifferenzierte Zellen.

Der Mitteldarmdrüsendivertikel II wird cephal vom Divertikel I, dem Magen und der Atemhöhle, caudal, dorsal und ventral von der Schale begrenzt (Abb. 4). Er besteht hauptsächlich aus Eiklarzellen, deren Durchmesser bis 90 μ beträgt. Ein Lumen ist nicht vorhanden. Im Magen, beim Abgang des Enddarmes, besteht eine kleine ovale Öffnung, welche die Verbindung zum Divertikel II bildet. Um diese Öffnung herum sind wenige undifferenzierte kubische Zellen von ca. 9 μ Höhe vorhanden. Im Divertikel II finden sich noch keine ausdifferenzierten Drüsenzellen.

Exkretionsorgane: Die Urnieren sind im Schlüpfstadium völlig abgebaut. Die definitive Niere besteht aus einem leicht S-förmig gebogenen Rohr, welches der dorsalen Schalenwand anliegt. Im rechten, exkretorischen Teil besteht sie aus einschichtigem kubischem Epithel von ca. 12 μ Höhe. Die Zellen enthalten 1—2 Vakuolen, ihre Kerne sind rund, liegen basal und messen ca. 6 μ Durchmesser. Selten sind in den Vakuolen Exkretgrana zu beobachten. Cephal der linken Knickstelle sind die Zellen etwas erhöht, die Kerne liegen in der Mitte. Die Zellen enthalten mehrere unregelmässig geformte kleine Vakuolen. Dieser Abschnitt bildet den ausführenden Teil der Niere. Um die Mündungsstelle in die Atemhöhle besteht eine kleine Papille. Ihre Zellen sind deutlich vom Nierengewebe zu unterscheiden. Sie sind niedriger und enthalten keine Vakuolen.

Nuchalzellen: Sie liegen im Bindegewebe verteilt dorsal von den Pleural- und Parietalganglien. Sie sind ellipsoid, ihr grösserer Durchmesser beträgt 17—25 μ. Die Zellkerne sind rund, liegen zentral und messen 7—8 μ Durchmesser. Die Nuchalzellen enthalten mehrere Vakuolen, welche oft anfärbbare Einschlüsse aufweisen (Abb. 6).

Herz und Atemhöhle: Das Herz befindet sich ventral dem rechten Ende der Niere. Der Ventrikel liegt caudal, das Atrium cephal. Der Ventrikel ist aus einer dicken Schicht kurzer Muskelzellen gebildet. Das Atrium ist sehr dünnwandig.

Die Atemhöhle enthält im Dach Blutlakunen. Mit einer Wand ausgestattete Gefässe sind noch nicht ausgebildet. Ihre Öffnung in die Mantelhöhle besteht in einem grossen Spalt auf der linken Seite. Von der Mitte des Atemspaltes

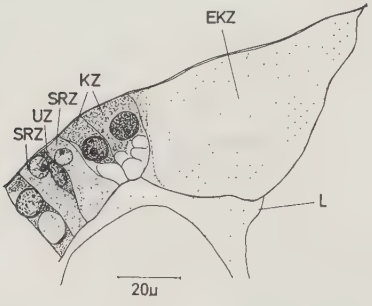

Abb. 5.

Planorbis corneus
Übergang Mitteldarmdrüsenepithel-Eiklarsack. L: Lumen, mit Eiklar gefüllt.

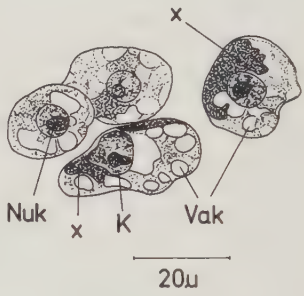

Abb. 6.

Planorbis corneus
Nuchalzellen. x:
mit Kernfarbstoffen anfärbbare Region.

verläuft am Boden der Atemhöhle eine bewimperte Leiste gegen caudal, biegt dann nach dorsal und führt am Dach der Atemhöhle wieder nach cephal zum Atemspalt.

Ganglien: Alle Ganglien sind deutlich ausgebildet. Sie sind im Verhältnis zur Länge des Tieres bedeutend grösser als beim Adulttier. Man unterscheidet je zwei Buccal-, Cerebral-, Pedal-, Pleural- und Parietalganglien und ein Visceralganglion. An der Basis der Tentakel ist je ein Tentakelganglion zu beobachten, welches mit dem entsprechenden Cerebralganglion verbunden ist. Das Osphradialganglion umgibt das Osphradium und ist noch klein. Durch ein dickes Konnektiv ist es mit dem linken Parietalganglion verbunden. In den Ganglien des Schlundringes lassen sich Zellen mit Kernen von 9 µ Durchmesser neben solchen deren Kerne 6 µ messen unterscheiden. Über die Bedeutung dieses Unterschiedes ist nichts bekannt.

Sinnesorgane: Die Augen bestehen aus einem Bläschen, welches aus einer Schicht Zellen von ca. 6 µ Höhe aufgebaut ist. Im apikalen Teil der Zellen sind braune Pigmentkörner vorhanden. Auf der Aussenseite der Augen liegt die Cornea, in welcher die Zellen keine Pigmentkörner enthalten. Im Zentrum des Augenbläschens liegt die Linse. Sie entsteht durch Sekretion und ist daher azellulär.

Die Tentakel zeigen an der Basis je eine Zone mit erhöhter Epidermis. Darunter liegt das Tentakelganglion.

Zwischen Atem- und Mantelhöhle, dorsal vom linken Parietalganglion, befindet sich das Osphradium. Es besteht aus einem Bläschen von ca. 24 μ Durchmesser, welches durch einen kurzen Gang mit der Mantelhöhle verbunden ist. Bläschen und Gang sind einschichtig; sie sind aus Zellen von ca. 7,5 μ Höhe aufgebaut. Die Zellkerne liegen basal, apikal sind eine bis zwei Vakuolen vorhanden. Das Bläschen wird vom Osphradialganglion umgeben (Abb. 7).

Die Statocysten liegen dorsal den Pedalganglien an.

Gonaden: Im Schlüpfstadium ist nur die Oviduktanlage zu erkennen (Abb. 2), Sie beginnt rechts ventral vom Magen, führt unter diesem durch nach links und biegt gegen cephal ab. Sie folgt der linken Körperwand ein kurzes Stück nach cephal und endet dann blind im Bindegewebe. Die Oviduktanlage liegt als dünner Schlauch vor, welcher aus einem einschichtigen kubischen Epithel von ca. 6 μ Höhe besteht.

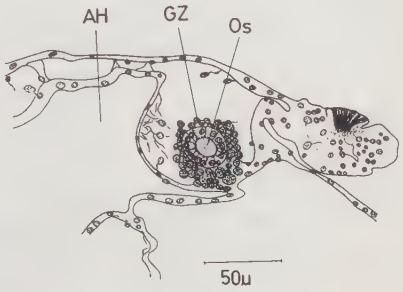

Abb. 7.

Planorbis corneus
Osphradium (Sagittalschnitt).
GZ: Ganglienzellen.

2. *Physa acuta* (Physidae)

a. *Aussenform*

Schale: Sie ist linksgewunden und zählt 1 Windung. Ihre Länge beträgt 0,72 mm.

Weichkörper: Er hat adultähnliche Proportionen. Der Fuss läuft caudal in eine Spitze aus und ragt über das Schalenende hinaus. Eine Podocyste ist nicht vorhanden. Die Fühler sind spitz. An ihrer Basis liegen die Augen (Abb. 8).

b. *Organe*

Darmorgane: Mundhöhle und Pharynx sind ähnlich gebaut wie bei Planorbis. Die beiden auffallenden cilientragenden Zellreihen im Pharynxdach sind jedoch nicht vorhanden. Der Kiefer ist klein, seine Höhe beträgt ca. 6 μ. Die Radula ist entsprechend derjenigen von *Planorbis* gebaut. Der Oesophag besteht aus einem einschichtigen Zellrohr, welches sich cephal beim Eintritt in den Pharynx verbreitert. Caudal geht er kontinuierlich breiter werdend in den Magen über. Seine Zellen sind kubisch, ihre Höhe beträgt 7—8 μ. Sie tragen Wimpern. Die Speicheldrüse ist paarig; caudal sind ihre beiden Teile verwachsen. Sie besteht aus Zellen

von ca. 10 μ Durchmesser, welche eine bis zwei Vakuolen enthalten. Daneben sind Zellen ohne Vakuolen von 4—5 μ Durchmesser zu beobachten, welche möglicherweise eine Vorstufe der grösseren Zellen darstellen.

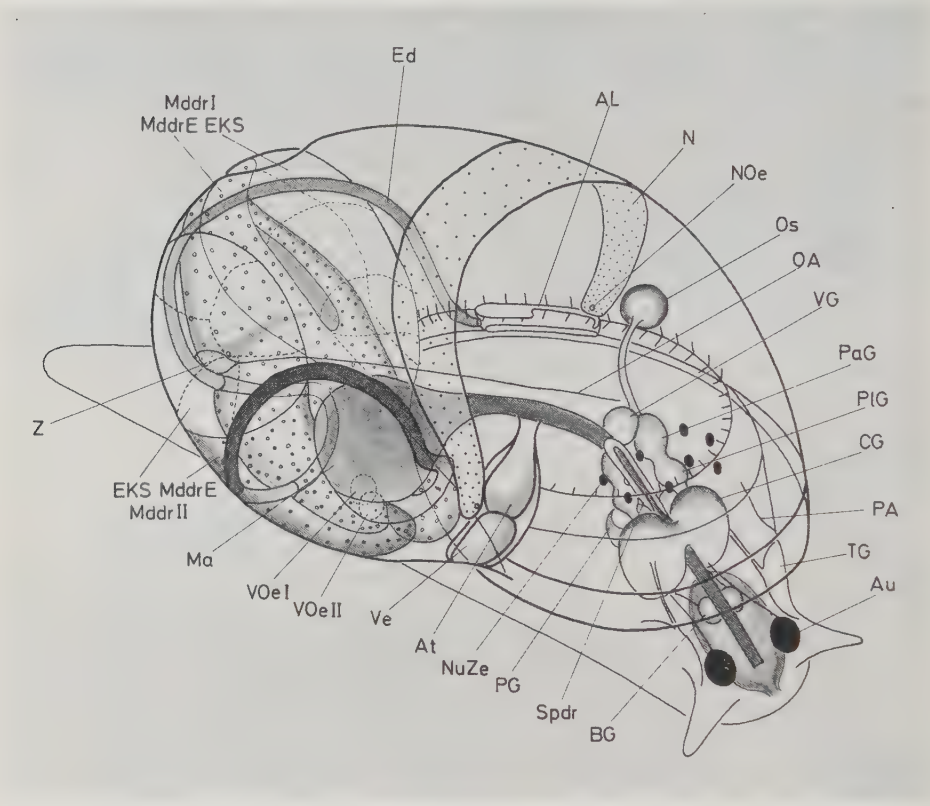

Abb. 8.

Physa acuta
Schlüpfstadium, Schalenlänge: 0,72 mm.

Der Magen liegt in der rechten Hälfte des Tieres. Er ist aus einschichtigem kubischem Epithel gebildet; an dieses sind eine bis zwei Schichten Muskelzellen angelagert. Die Magenzellen messen ca. 7,5 μ Höhe, Ihre Kerne liegen basal und haben einen Durchmesser von 3—4 μ. Das Plasma ist am apikalen Rand der Zelle dichter als im übrigen Zellkörper. Der Enddarm verlässt den Magen ventral, führt ein kurzes Stück nach cephal und biegt dann nach dorsal und rechts um. Der rechten Schalenwand anliegend, beschreibt er einen Bogen nach dorsal caudal und wieder nach ventral. Er steigt dann wieder nach dorsal auf, führt auf

die linke Körperseite und nach cephal, wo er im caudalen Teil des Atemloches nach aussen mündet. Der Enddarm besteht aus einer Zellschicht; sein Durchmesser beträgt ca. 18 μ. Er besitzt kubisches Epithel, dessen Höhe 3—5 μ misst. In der Nähe des Magens ist er bewimpert.

Die Mitteldarmdrüse gliedert sich wie bei *Planorbis* in zwei Divertikel. Beide bestehen aus einem Rest Eiklarsack und aus Mitteldarmdrüsenepithel. Der

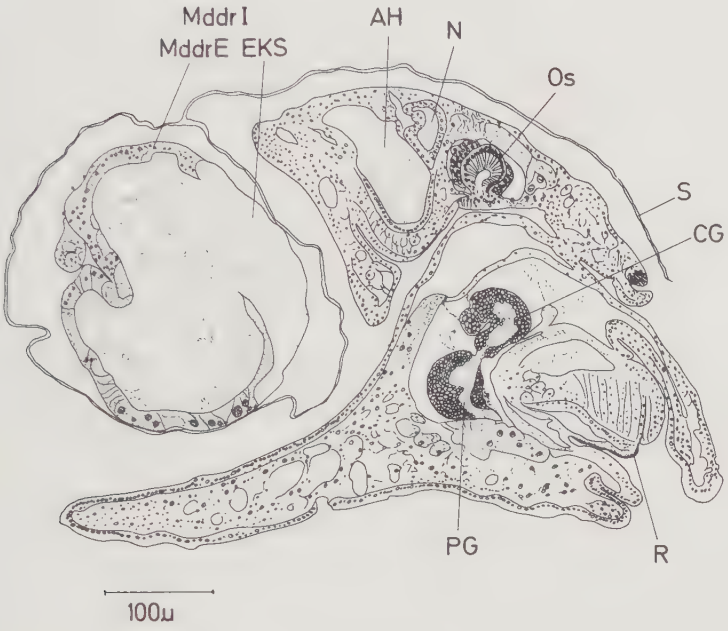

Abb. 9.

Physa acuta
Sagittalschnitt.

grössere Divertikel I liegt in der linken Hälfte des Tieres. Er wird rechts vom Magen und vom Divertikel II, caudal und links von der Schale begrenzt (Abb. 10). Seinen cephalen Teil bildet der Rest des Eiklarsackes.

— Dieser besteht aus 15—20 Zellen von 45—50 μ Durchmesser. Die Kerne sind flach und liegen basal. Der Eiklarsack enthält kein Lumen.

— Caudal schliesst das Mitteldarmdrüsenepithel an den Eiklarsack an (Abb. 9). Es bildet einen Beutel, welcher gegen den Eiklarsack eine Öffnung aufweist. Die drei bei der Drüse von *Planorbis* beschriebenen Zellsorten sind auch hier zu unterscheiden: Die jungen SR-Zellen sind ca. 20 μ hoch. Ihre basalen

Kerne messen 6 μ Durchmesser. Der Zellinhalt ist fein granuliert. Manchmal ist am apikalen Zellrand das für SR-Zellen typische schmale gestreifte Band zu erkennen.

Kalkzellen enthalten Kerne von ca. 7 μ Durchmesser. Die Kerne liegen im basalen Drittel der Zellen. Apikal weisen die Kalkzellen 1—6 Vakuolen mit kugeligen Einschlüssen auf. Basal des Kernes sind oft ungefärbte Vakuolen vorhanden.

Undifferenzierte Zellen sind vor allem in der Nähe von Kalkzellen zu beobachten. Ihre Kerne messen 4—5 μ Durchmesser. Der Übergang Mitteldarmdrüsenepithel-Eiklarsack verläuft nicht kontinuierlich. Die Randzellen des Drüsenepithels sind etwas erhöht. Ihre Höhe beträgt um 35 μ, während die übrigen Zellen etwa 27 μ hoch sind. Die Zellen des Eiklarsackes nehmen gegen das Mitteldarmdrüsenepithel zu etwas an Grösse ab. Die Randzellen, welche an das Drüsenepithel angrenzen, enthalten kein kompaktes Eiklar in den Vakuolen; der Inhalt ist locker und fädig. Ihre Zellhöhen variieren zwischen 20—60 μ. Die Kerne sind länglich und liegen basal. Bei Tieren, deren Eiklarsack im Schlüpfstadium noch grösser ist als oben beschrieben, sind die Randzellen ähnlich gebaut wie bei *Planorbis*.

Im ventralen linken Teil des Magens besteht eine runde Öffnung, welche die Verbindung zum Divertikel I herstellt. Das Magenepithel geht dort kontinuierlich in die Mitteldarmdrüse über.

Der Mitteldarmdrüsendivertikel II liegt caudal vom Magen der rechten Schalenwand an. Der Eiklarsack bildet den dorsalen Teil, während der ventrale Abschnitt aus Drüsenepithel besteht (Abb. 10). Die histologischen Verhältnisse sind gleich wie beim Divertikel I.

Im Gegensatz zu *Planorbis* ist bei *Physa* in beiden Mitteldarmdrüsenabschnitten ausdifferenziertes Epithel vorhanden.

Exkretionsorgane: Die Urnieren sind im Schlüpfmoment abgebaut. Die definitive Niere zieht von rechts nach links, der Schale anliegend, quer über die Atemhöhle. Durch den Renopericardialis ist sie an ihrem rechten Ende mit dem Herzbeutel verbunden. Die Niere besteht aus einem einschichtigen Rohr. Ihr rechter und mittlerer Teil ist gewunden, der linke Drittel verläuft gerade. Im gewundenen Teil sind ihre Zellen kubisch; sie messen ca. 5 μ Höhe. Die Kerne liegen am Rand der Zelle, in der Mitte oder apikal, selten basal, und messen bis 3 μ Durchmesser. Die Zellen werden von grossen Vakuolen fast ganz ausgefüllt. Exkretgrana sind nicht vorhanden (ev. fixierbedingt). Der gerade und ausführende Teil ist ähnlich gebaut wie bei *Planorbis*.

Nuchalzellen: Sie liegen im Bindegewebe verteilt dorsal der Ganglien. Die Nuchalzellen sind ovoid, ihr grösserer Durchmesser beträgt ca. 22 μ. Die äussere

Region lässt sich mit Kernfarbstoffen anfärben, während man innen Plasmafärbung beobachtet. Es sind mehrere kleine Vakuolen vorhanden.

Herz und Atemhöhle : Das Herz liegt auf der rechten Körperseite cephal von der Niere der Schale an. Ventral befindet sich der Ventrikel, dorsal das Atrium. Die Atemhöhle enthält wie bei *Planorbis* nur im Dach Blutlakunen.

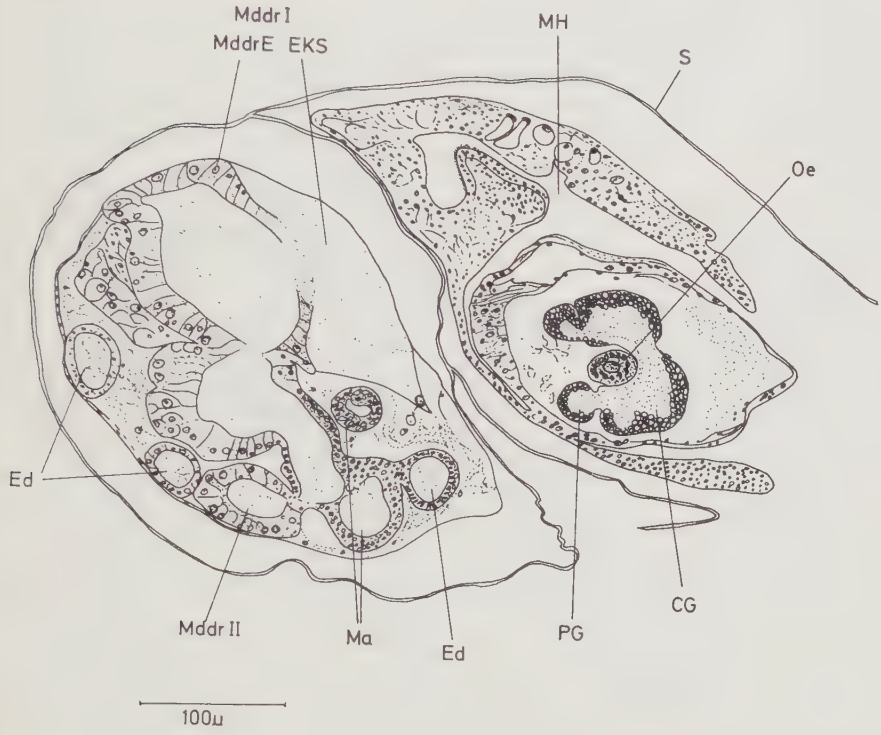

Abb. 10.

Physa acuta
Frontalschnitt.

Ganglien : Wie bei Planorbis sind alle Ganglien deutlich ausgebildet. Im Verhältnis zur Körperlänge sind sie auch hier sehr gross. Die Kerne der Ganglienzellen messen 5—6 µ Durchmesser. Die Grössenunterschiede der Kerne sind geringer als bei *Planorbis.*

Sinnesorgane : Die Augen sind ähnlich gebaut wie bei *Planorbis.* Sie messen ca. 36 µ Durchmesser. Die Retinazellen sind ca. 10 µ hoch. Die Zellen der Cornea messen ca. 1,5 µ Höhe.

Die Tentakel weisen einen ähnlichen Bau wie bei *Planorbis* auf. Das Osphradium liegt zwischen Mantel- und Atemhöhle cephal der Niere auf der linken Seite des Tieres. Bau und Innervierung sind gleich wie bei *Planorbis*.

Gonaden: Es sind Zwitterdrüse, Zwittergang, Ovidukt- und Penisanlage zu erkennen (Abb. 8).

Die Zwitterdrüse liegt zwischen der caudalen Schalenwand und dem Mitteldarmdrüsendivertikel I, links vom letzten aufsteigenden Abschnitt des Enddarmes. Sie ist ca. 30 µ lang und 28 µ breit und besteht aus Zellen mit grossen Kernen (Durchmesser ca. 8 µ) und granuliertem Plasma ohne Vakuolen. Sie ist von einer dünnen Schicht Bindegewebe umgeben (Abb. 11). Von ihr führt der Zwittergang links neben dem Magen vorbei nach cephal in die Oviduktanlage. Er besteht aus einem lumenlosen Zellstrang, welcher von länglichen Zellen gebildet wird. Die Oviduktanlage, ein dünnes Rohr von ca. 10 µ Durchmesser, verläuft weiter nach cephal und endet dorsal vom Visceralganglion blind im Bindegewebe. Ihr einschichtiges Epithel ist ca. 4 µ hoch. Die Penisanlage mündet caudal vom linken Tentakel nach aussen. Sie besteht aus einem kurzen Rohr, welches bis zum linken Cerebralganglion zu verfolgen ist. Im caudalen Teil misst das einschichtige Rohr 15—20 µ Durchmesser. Es verjüngt sich gegen die Mündung, wo der Durchmesser noch etwa 8 µ beträgt.

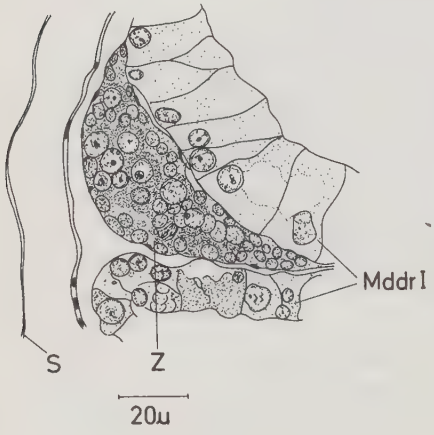

Abb. 11.
Physa acuta
Zwitterdrüse (Frontalschnitt).

3. *Limnaea stagnalis* (Limnaeidae)

a. *Aussenform*

Schale: Die Schale ist rechtsgewunden. Sie zählt 1½ Windungen; ihre Länge beträgt 1,3 mm.

Weichkörper: Seine Proportionen sind adultähnlich (Abb. 12).

b. *Organe*

Darmorgane: Der ca. 12 µ hohe Kiefer trennt die kurze Mundhöhle vom Pharynx. Dieser ist unbewimpert. Der Vorderdarm lässt sich in Oesophag und Kropf gliedern. Der Oesophag besteht aus einschichtigem Epithel; seine Zellen

messen ca. 10 μ Höhe und 6 μ Breite. Bei manchen der untersuchten Tiere ist er noch bewimpert. Das Epithel des Kropfes misst ca. 10 μ Höhe und ist immer unbewimpert.

Die im Gegensatz zu *Planorbis* und *Physa* unpaare Speicheldrüse umgibt den caudalen Teil des Oesophags. Sie weist ähnliche Zellen auf wie diejenige von

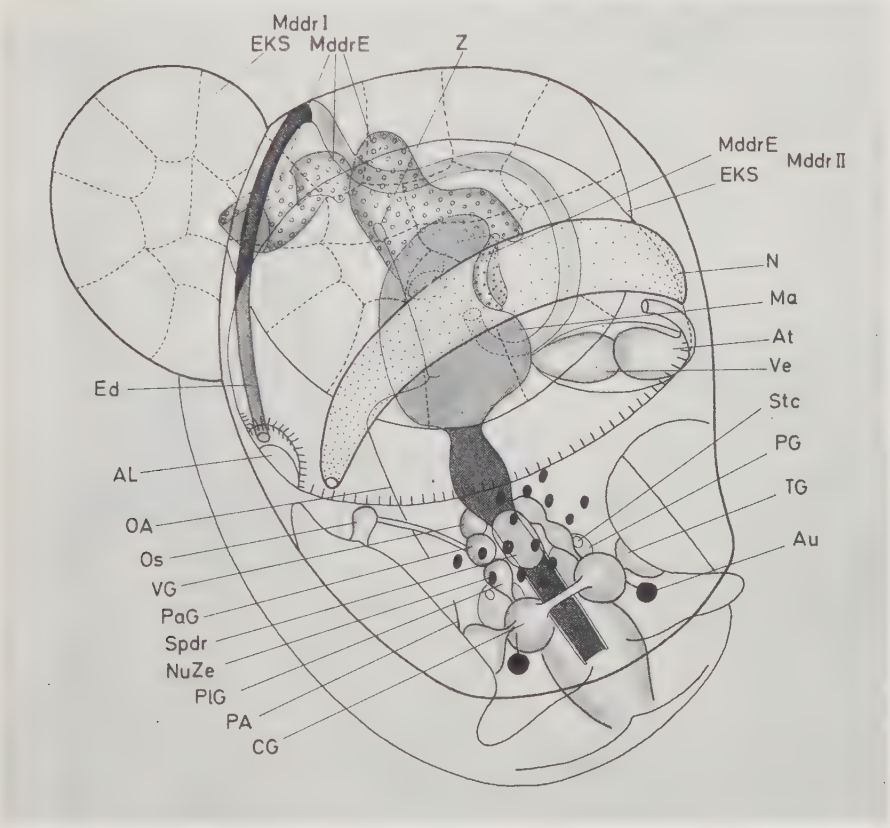

Abb. 12.

Limnaea stagnalis
Schlüpfstadium (nach Cumin, verändert), Schalenlänge: 1,3 mm.

Physa. Die Speicheldrüse besitzt zwei Ausführgänge, welche links und rechts dem Oesophag anliegend in den Pharynx führen. Nach Cumin wird die Speicheldrüse paarig angelegt. Sie entsteht am 7. Embryonaltag aus zwei Ausstülpungen des Buccalteils der Mundhöhle.

Der Magen besteht aus einschichtigem Zylinderepithel von ca. 12 μ Höhe. Es wird von mehreren Schichten Muskelzellen umgeben, welche cephal einen

Wulst bilden. Der Enddarm verlässt den Magen links ventral. Er führt an die Schalenwand, dann dieser anliegend nach dorsal und rechts. Im caudalen Teil des Atemloches mündet er nach aussen. Der Enddarm besteht aus einschichtigem Epithel von ca. 10 μ Höhe, welches in der Nähe des Magens und des Anus bewimpert ist.

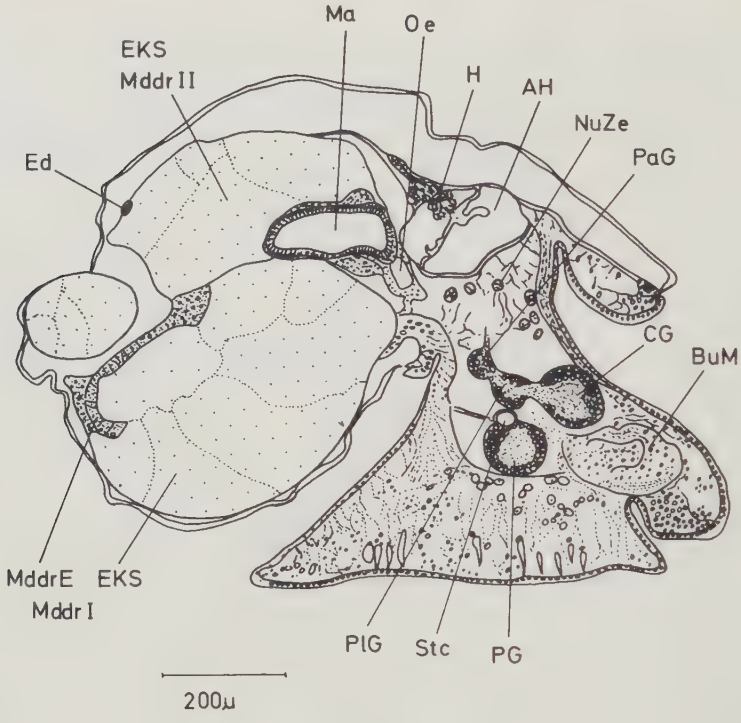

Abb. 13.

Limnaea stagnalis
Sagittalschnitt.

Der grössere Mitteldarmdrüsendivertikel I liegt bei *Limnaea* ventral vom Magen und dehnt sich nach rechts in den Anfang der ersten Schalenwindung aus. Er besteht aus dem grossen Eiklarsack und aus Mitteldarmdrüsenepithel.

— Der Eiklarsack besteht aus grossen Zellen (Durchmesser bis 120 μ) und weist nur ein kleines Lumen auf (Abb. 13, 14). Durch eine Öffnung im caudalen ventralen Abschnitt des Magens ist er mit diesem verbunden. Die Zellen des Eiklarsackes nehmen gegen das Mitteldarmdrüsenepithel zu etwas an Höhe ab, die Randzellen sind ca. 90 μ hoch. Der Übergang zum Drüsenepithel ist nicht kontinuierlich.

— Das einschichtige Mitteldarmdrüsenepithel dehnt sich von der Verbindungsöffnung des Eiklarsackes zum Magen, dorsal dem Eiklarsack anliegend, als schmaler Lappen gegen caudal bis zur Schalenwand aus. Dort führt es zwischen Schale und Eiklarsack ein Stück nach rechts und bildet wenige Divertikel. Ventral vom Mitteldarmdrüsenepithel besteht ein Lumen.

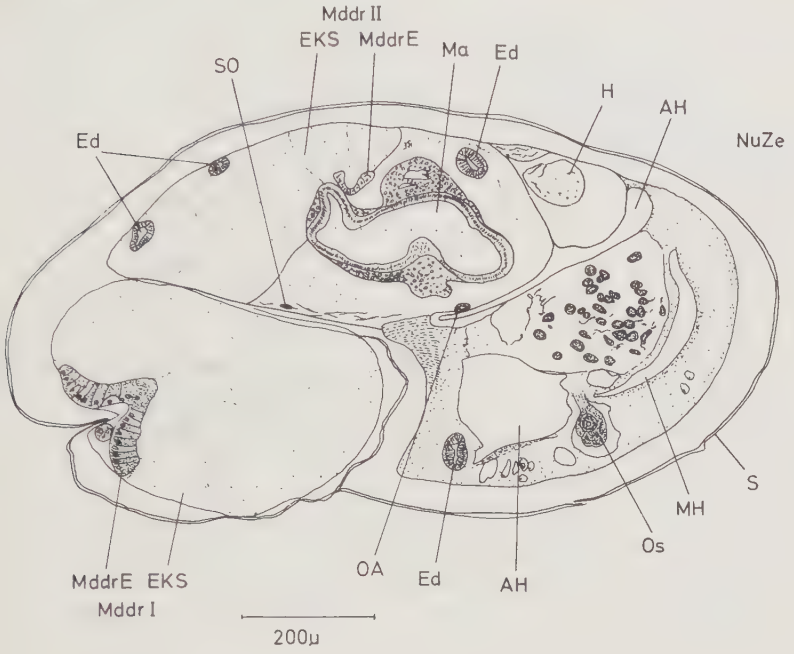

Abb. 14.

Limnaea stagnalis
Frontalschnitt.

Im Epithel findet man junge SR-Zellen, die mit Granula angefüllt sind und etwa dem von Weiss beschriebenen Stadium e.) entsprechen. Die Höhe dieser Zellen beträgt bis 11 µ. Die Kerne liegen basal und messen ca. 6 µ Durchmesser. Neben den SR-Zellen sind häufig junge Kalkzellen zu beobachten. Der Durchmesser ihrer Kerne beträgt bis 10 µ; sie weisen 1—2 Vakuolen auf, die zum Teil kugelige Einschlüsse enthalten.

Undifferenzierte Zellen, deren Kerndurchmesser ca. 6 µ beträgt, sind ebenfalls häufig (Abb. 15).

In der Nähe der Verbindungsöffnung zum Magen sind die Zellen ebenfalls, undifferenziert. Man findet dort häufig Mitosen, was auf ein Auswachsen des Mitteldarmdrüsenlappens vom Magen her schliessen lässt.

Der kleinere Mitteldarmdrüsendivertikel II liegt dorsal dem Magen und dem Divertikel I an. Er besteht hauptsächlich aus dem Eiklarsack. Um dessen Verbindungsöffnung zum Magen herum, welche sich links im caudalen Teil des Magens befindet, ist wenig Mitteldarmdrüsenepithel vorhanden. Es zeigt ähnliche histologische Verhältnisse wie dasjenige des Divertikels I.

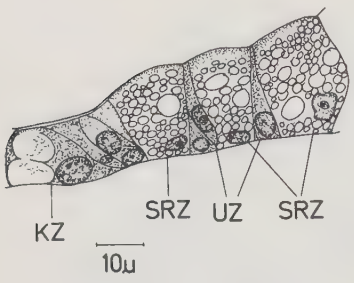

Abb. 15.

Limnaea stagnalis
Ausschnitt aus dem Mitteldarmdrüsenepithel des Mitteldarmdrüsendivertikels I.

Exkretionsorgane: Die Urnieren sind im Schlüpfstadium völlig abgebaut. Die definitive Niere zieht von links nach rechts, der dorsalen Schalenwand anliegend, quer über die Atemhöhle. Sie besteht aus einem einschichtigen Zellrohr, dessen linke Hälfte aus zylindrischen Zellen von ca. 9 µ Höhe aufgebaut ist. Die ovoiden Zellkerne liegen basal; apikal beobachtet man eine grosse Vakuole, welche selten Exkretgrana enthält. Der linke Teil der Niere bildet den ausführenden Abschnitt. Seine Zellen sind ca. 6 µ hoch; die Kerne liegen in der Mitte oder apikal, selten ist eine kleine Vakuole vorhanden.

Nuchalzellen: Sie liegen dorsal der Ganglien im Bindegewebe. Ihr grosser Durchmesser kann bis 21 µ betragen. Sie enthalten mehrere kleine Vakuolen.

Herz und Atemhöhle: Das Herz liegt cephal dem linken Teil der Niere an. Ventral befindet sich der Ventrikel, dorsal das Atrium. Die Atemhöhle öffnet sich auf der rechten Seite des Tieres in die Mantelhöhle. Sie enthält im Dach Blutlakunen.

Ganglien: Wie bei *Planorbis* und *Physa* sind alle Ganglien deutlich ausgebildet. Sie sind im Vergleich zur Körperlänge sehr gross. (Abb. 13). Die Kerne der Ganglienzellen messen 9—12 µ Durchmesser.

Sinnesorgane: Die Augen und Tentakel sind ähnlich gebaut wie bei *Planorbis* und *Physa*. Das Osphradium befindet sich zwischen Mantel- und Atemhöhle auf der rechten Seite des Tieres. Es ist ähnlich gebaut wie bei *Planorbis*. In der dorsalen Region ist das Bläschen jedoch in zwei Kammern gegliedert.

Gonaden: Die Verhältnisse sind ähnlich wie bei Physa.

Die Zwitterdrüse liegt rechts caudal vom Magen dem Mitteldarmdrüsenepithel des Divertikels I dorsal an. Ihre Länge beträgt ca. 27 µ, die Breite ca. 15 µ. Der histologische Aufbau ist ähnlich wie bei Physa. Von der Zwitterdrüse führt der Zwittergang rechts neben dem Magen vorbei nach cephal, steigt nach dorsal an den caudalen Rand der Atemhöhle und geht in die Oviduktanlage über. Er

besteht aus einem lumenlosen Zellstreifen von ca. 5 μ Durchmesser. Gegen die Oviduktanlage verbreitert er sich etwas. Die Oviduktanlage biegt nach rechts ab, führt der rechten Körperwand entlang nach ventral und endet auf der Höhe des rechten Parietalganglions blind im Bindegewebe (Abb. 12). Caudal besteht sie aus einem einschichtigen Rohr von ca. 20 μ Durchmesser. Das Epithel setzt sich aus kubischen Zellen zusammen und ist ca. 6 μ hoch. Cephal geht sie in einen lumenlosen Zellstreifen über. An der Stelle, wo die Oviduktanlage nach rechts abbiegt, ist die Anlage eines Ganges zu erkennen, welcher nach links gegen das Herz führt. Er wird später die Verbindung zum Receptaculum seminis herstellen (vgl. FRASER, 1946). Die Penisanlage ist ähnlich gebaut wie bei *Physa*. Ihr Durchmesser beträgt jedoch bis zur Mündung nach aussen ca. 20 μ.

B. STYLOMMATOPHORA

1. *Arianta arbustorum* (Helicidae)

a. *Aussenform:* Die rechtsgewundene Schale weist einen Durchmesser von 2,4 mm auf und zählt 1½ Windungen. Sie ist dünn und durchscheinend.

Weichkörper: Er hat adultähnliche Proportionen (Abb. 16). Beide Tentakelpaare sind ausgebildet, die Augen liegen wie beim adulten Tier an der Spitze des 1. Tentakelpaares. Ventral des 2. Tentakelpaares befinden sich zwei kleine Mundlappen, welche die Mundöffnung bedecken. Der Fuss ragt caudal nicht über die Schale hinaus und trägt noch die Podocyste, welche erst nach dem Schlüpfen abgeworfen wird (Abb. 17).

b. *Organe*

Darmorgane: Wenig hinter der Mundöffnung ist an der dorsalen Wand der Mundhöhle der Kiefer befestigt. Er trennt die kurze Mundhöhle vom Pharynx. Der Kiefer besteht aus einer senkrecht stehenden, gebogenen rechteckigen Platte. Auf seiner Aussenseite weist er drei senkrecht verlaufende Erhebungen auf; sein ventraler Rand ist konkav gebogen. Da der Pharynx und die Radulatasche von gemeinsamen Muskelfasern umgeben sind, bilden sie von aussen betrachtet eine Einheit. Der Pharynx, ein kurzer breiter Schlauch, besteht aus einem einschichtigen Epithel, dessen Zellen im dorsalen Teil, über der Radula, bewimpert sind. Ventral ragt die Radula in den Pharynx; etwas weiter caudal mündet dorsal der Oesophag ein. Links und rechts neben und etwas cephal des Oesophags münden die Ausführgänge der Speicheldrüse in den Pharynx.

Der Oesophag führt nach caudal durch den Ganglienring und verläuft ventral der Atemhöhle über den Anfang der ersten Schalenwindung zum Magen. Der Oesophag ist unbewimpert. Sein cephaler Teil zeigt im Innern vier längs verlauf-

ende Wülste; das Lumen weist damit X-Form auf. Sein einschichtiges Epithel besteht aus kubischen Zellen ohne Vakuolen von ca. 14 μ Höhe, mit runden, zentral gelegenen Zellkernen. Im caudalen Teil sind keine Längswülste vorhanden.

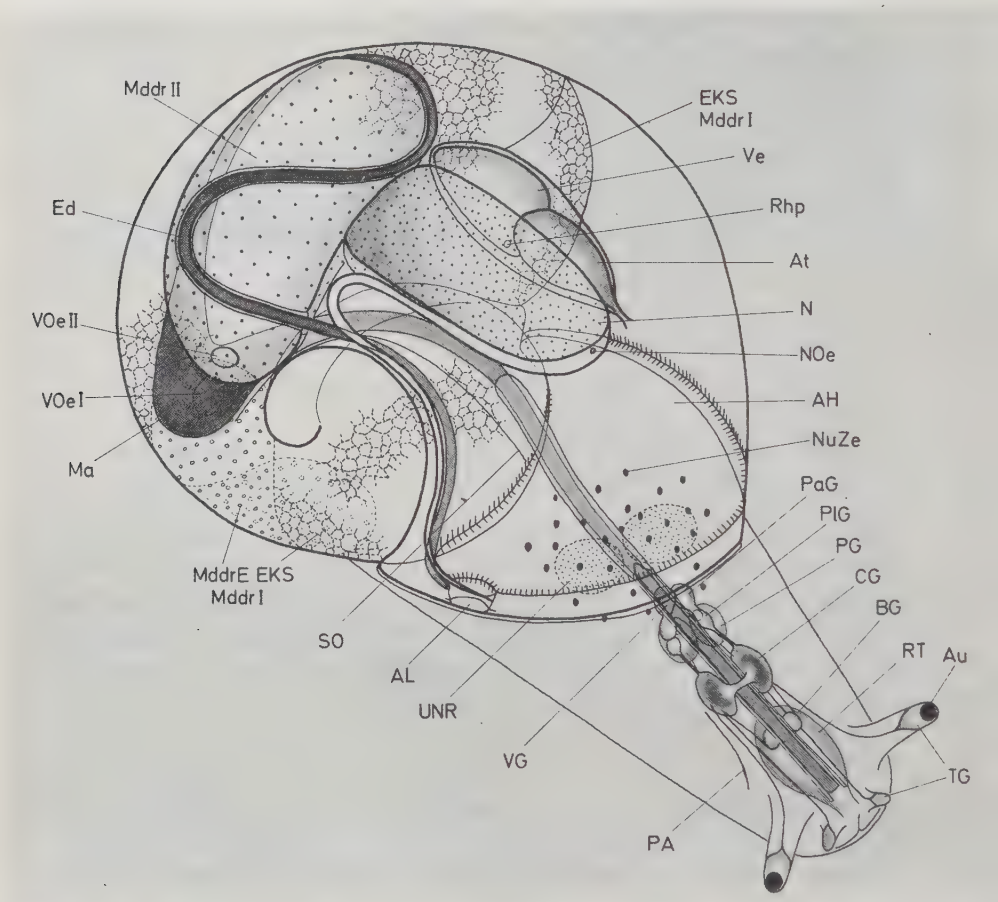

Abb. 16.

Arianta arbustorum
Schlüpfstadium, Schalenlänge: 2,4 mm.

Das Epithel weist zylindrische Zellen von ca. 22 μ Höhe auf; die Kerne sind länglich. Obwohl der caudale Teil äusserlich nicht vom cephalen gesondert ist, kann man ihn auf Grund der geweblichen Unterschiede als Kropf bezeichnen. Das Kropfepithel geht kontinuierlich in das flachere Magenepithel über. Dorsal vom mittleren Drittel des Oesophags liegt die Speicheldrüse. Sie ist unpaar, schmal und lang. Am cephalen Ende teilt sie sich in zwei kurze Schenkel, an welche

sich die dünnen Ausführgänge anschliessen. Die Drüse besteht hauptsächlich aus grossen Zellen mit Durchmessern bis 32 μ, welche viele kleine Vakuolen enthalten. Der Zellkern liegt meistens im Zentrum. Daneben findet man selten Zellen, welche farblose Grana im Zellkörper aufweisen. Ferner beobachtet man Zellen ohne

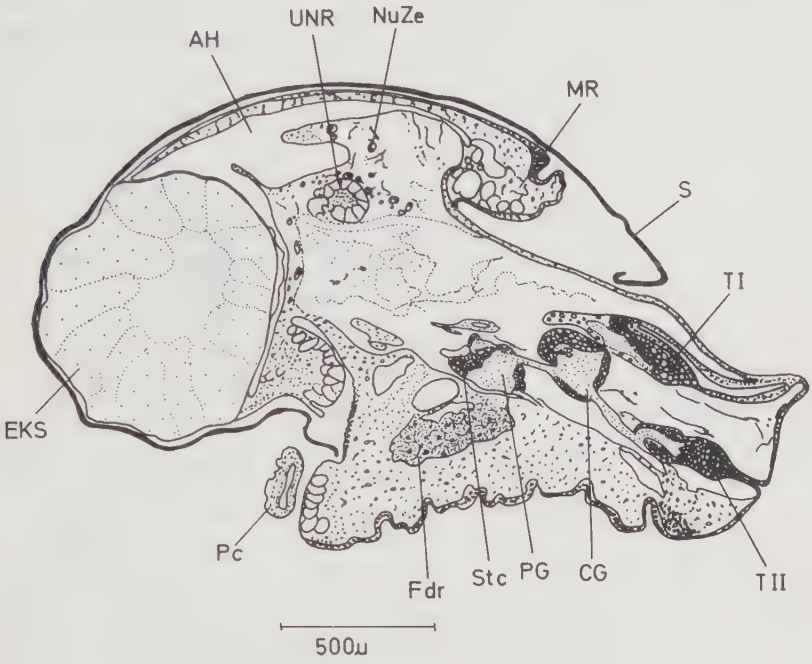

Abb. 17.

Arianta arbustorum
Sagittalschnitt.

Vakuolen mit Kernen von ca. 6 μ Durchmesser, der Zellkörper wird von den Kernen praktisch ganz ausgefüllt.

Für die adulte Speicheldrüse werden bei den Stylommatophora von verschiedenen Autoren 5—8 Zellsorten beschrieben, welche Stadien von zwei Entwicklungsreihen darstellen. Das Endprodukt der einen Reihe sind Schleimzellen, das der anderen Fermentzellen.

Die granulösen Zellen sind Fermentzellen. Die beiden andern Zellsorten können vorderhand noch keiner Entwicklungsreihe zugeordnet werden.

Der Magen liegt mit seinem ventralen Teil ganz der rechten Schalenwand an (Abb. 18). Er weist ein einschichtiges Epithel auf, an welches erst wenige Muskelzellen angelagert sind. Bei Tieren in welchen er prall mit Eiklar angefüllt

ist, besteht die Magenwand aus Plattenepithel von ca. 4 μ Höhe. In andern Exemplaren enthält er weniger Eiklar; dort setzt sich das Magenepithel aus kubischen Zellen von ca. 10 μ Höhe zusammen. Man beobachtet, dass unvollständig gelähmte Tiere beim Fixieren Eiklar aus der Mundöffnung ausstossen. Ihr Magen enthält dann entsprechend weniger Eiklar. Das Plattenepithel beim prall gefüllten Magen kommt offenbar durch Dehnung der Magenwand infolge starker Eiklaraufnahme vor dem Schlüpfen zustande. Nach Weiss (1968) besteht

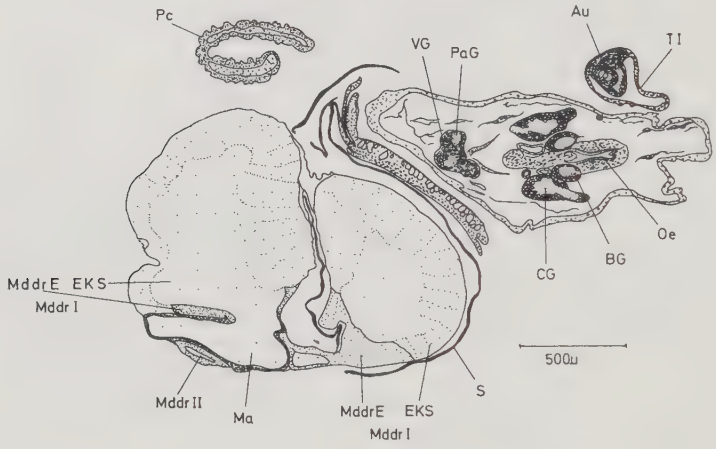

Abb. 18.

Arianta arbustorum
Frontalschnitt.

die Magenwand von *Deroceras reticulatum* im Schlüpfstadium ebenfalls aus Plattenepithel; der Magen ist stark vergrössert und zu einem Eiklarspeicher umgebaut.

Vom Magen steigt der Enddarm nach dorsal bis zum Scheitelpunkt der Schale auf. Er legt sich unter der rechten Schalenwand in zwei Schlingen und führt zum Atemloch. Der After befindet sich im caudalen Teil der Atemöffnung. Der Enddarm besteht aus einem einschichtigen Rohr; im letzten Viertel ist sein Epithel bei einigen Exemplaren bewimpert.

Im Schlüpfstadium bestehen die beiden Mitteldarmdrüsendivertikel aus grossen, sackartigen Gebilden, welche links und rechts dem Magen anliegen. Sie sind mit diesem je durch eine Öffnung verbunden.

— Der weit grössere Mitteldarmdrüsendivertikel I liegt links vom Magen (Abb. 17, 18). Er besteht hauptsächlich aus dem grossen Eiklarsack, welcher die innerste Schalenwindung vollständig ausfüllt, rechts vom Magen und dem

Mitteldarmdrüsendivertikel II, und cephal von der Atemhöhle begrenzt wird. Um seine Verbindungsöffnung zum Magen herum weist er an Stelle der Eiklarzellen Mitteldarmdrüsenepithel auf, welches sich, der Schale anliegend, nach ventral erstreckt. Die Zellen des Eiklarsackes bilden eine ungefaltete einzellige Schicht und umschliessen ein grosses, mit Eiklar gefülltes Lumen. Die grosse Eiklarvakuole der Zellen ist meistens in kleinere Vakuolen aufgeteilt: Bei noch grossen Eiklarzellen ist basal eine grosse Vakuole vorhanden, apikal sind mehrere kleinere Randvakuolen zu beobachten. Kleine Eiklarzellen sind in Vakuolen von identischer Grösse aufgeteilt (Abb. 19). Die

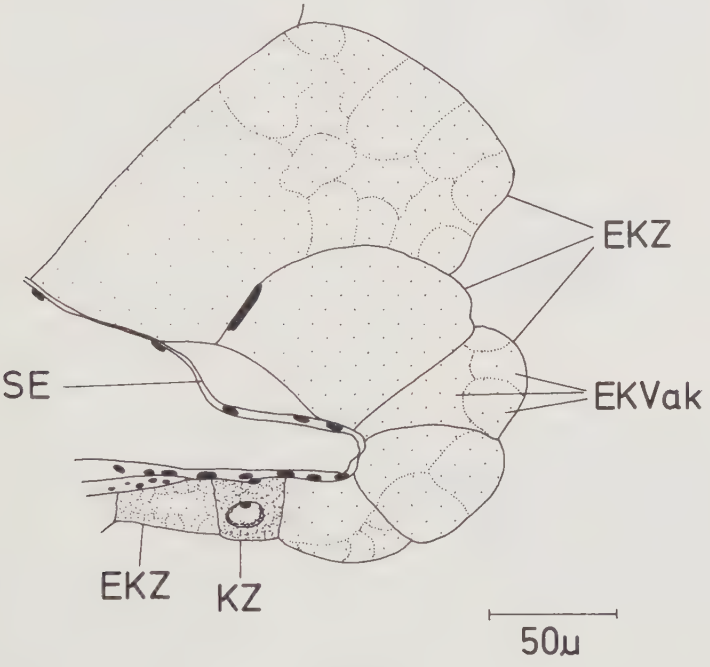

Abb. 19.

Arianta arbustorum
Übergang Mitteldarmdrüsenepithel-Eiklarsack im Mitteldarmdrüsendivertikel I.
SE: Schalenepithel.

grössten Eiklarzellen weisen Durchmesser von ca. 120 µ auf, ihre scheibenförmigen Kerne sind an die Zellwand gedrängt. Gegen das Mitteldarmdrüsenepithel zu nehmen die Zellen kontinuierlich an Grösse ab. In der Umgebung des Mitteldarmdrüsenepithels beträgt ihr Durchmesser noch 20—40 µ. Im Mitteldarmdrüsenepithel sind verschiedene Zellsorten zu unterscheiden: Man beobachtet Zellen, welche neben mehreren kleinen Eiklarvakuolen eine grosse

Vakuole enthalten. Ihr Kern ist unregelmässig geformt und liegt basal (Abb. 20*a*.). Daneben gibt es Zellen, welche mehrere Eiklarvakuolen von gleicher, mittlerer Grösse aufweisen (Abb. 20*b*.) und schliesslich Zellen mit vielen kleinen Eiklarvakuolen (Abb. 20*c*.). Bei diesen drei Zellarten handelt es sich wohl um verschieden weit fortgeschrittene Umwandlungsstadien von

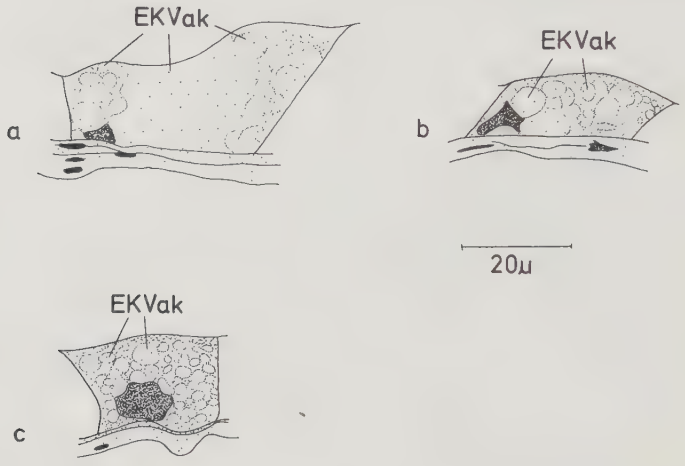

Abb. 20.

Arianta arbustorum
Eiklarzellen in verschiedenen Umwandlungsstadien:
a. Zelle mit einer grossen und mehreren kleinen Eiklarvakuolen.
b. Zelle mit mehreren Eiklarvakuolen von ähnlicher Grösse.
c. Zelle mit kleinen Eiklarvakuolen.

Eiklarzellen in SR-Zellen. Die Zellen mit den kleinen Vakuolen (Abb. 20*c*.) entsprechen den von Weiss für *Deroceras* beschriebenen Stadien 1. bis *e*.

Neben den Eiklar enthaltenden Zellen beobachtet man Zellen mit grossen Kernen (Durchmesser bis 15 µ), deren Plasma von vielen kleinen Vakuolen durchsetzt ist. Es handelt sich dabei um junge Kalkzellen (Abb. 21). Schliesslich sind noch undifferenzierte Zellen vorhanden. Sie sind kleiner als die oben beschriebenen Zellarten, ihr Plasma ist dicht und der ovoide Kern misst ca. 7 µ Durchmesser (Abb. 21).

— Der kleinere rechte Mitteldarmdrüsendivertikel II ist ein flacher ovaler Sack, welcher sich vom Magen der rechten Schalenwand anliegend nach dorsal medial erstreckt. Er weist ein einschichtiges, ungegliedertes Epithel auf und ist mit Eiklar angefüllt. In seinem Epithel findet man ähnliche Zellen wie in demjenigen des Divertikels I: a. junge Kalkzellen, b. undifferenzierte Zellen und c. prospektive SR-Zellen. Diese sind am häufigsten in Form von Zellen

mit vielen kleinen Vakuolen, dem Stadium 1. von WEISS entsprechend, vertreten (Abb. 22*b*.). Selten sind Zellen mit grosser Eiklarvakuole anzutreffen (Abb. 22*a*.) und vereinzelt findet man auch Zellen, bei welchen die Bildung der für SR-Zellen typischen Granula schon eingesetzt hat (Abb. 22*c*.). Diese Zellen entsprechen etwa dem Stadium e. nach WEISS. Bei allen untersuchten Exemplaren sind neben den beschriebenen Zellsorten im unteren Teil des Mitteldarmdrüsendivertikels II, an der dem Eiklarsack zugewandten Seite, 3—5 grosse Eiklarzellen vorhanden.

Am gleichen Ort wie im Schlüpfstadium findet man bereits bei 13-tägigen Embryonen ca. 5 grosse Eiklarzellen mit an den Rand gedrängtem Kern. Der Durchmesser dieser Zellen beträgt etwa 100 μ. Daneben kommen vereinzelt kleine Eiklarzellen vor, deren Vakuole einen Durchmesser von ca. 15 μ aufweist. Die SR-Zellen, welche im Schlüpfstadium eine grössere Eiklarvakuole aufweisen (Abb. 22*a*), dürften aus diesen Zellen entstanden sein.

Die übrigen Zellen, die auch beim 13-tägigen Embryo den Hauptanteil ausmachen, lassen sich in Kalkzellen, prospektive SR-Zellen und in undifferenzierte Zellen gliedern.

Exkretionsorgane: Im Schlüpfstadium sind Reste von beiden Urnieren zu erkennen. Bei früh geschlüpften Tieren sind die Urnierengänge noch grösstenteils erhalten und man findet auch noch Zellen mit Wimperflammen. Die Urnierengänge bestehen aus einschichtigem Epithel. Es ist aus Zellen mit grossen, meist leerscheinenden Vakuolen aufgebaut (Abb. 23). Selten enthalten die Vakuolen kleine, ungefärbte Einschlüsse. Die Vakuolen sind von einer dünnen Schicht feingranuliertem Plasma umgeben. Die definitive Niere liegt als flaches, nahezu rechteckiges Organ medial über der Atemhöhle. Durch den dünnen Renopericardialis steht sie mit dem Herzbeutel in Verbindung. An ihrem cephalen Rand besteht eine kleine Öffnung in den Ureter. Die Niere ist aus Zellen mit grossen, meist leer scheinenden Vakuolen (ev. fixierbedingt) von ca. 20 μ Durchmesser aufgebaut. Die Zellkerne sind rund, ihr Durchmesser beträgt etwa 7 μ. Dem cephalen und rechten Rand der Niere entlang verläuft der primäre Ureter als geschlossenes Rohr, welches ein einschichtiges Epithel mit kubischen Zellen ohne Vakuolen aufweist. Am caudalen rechten Ende der Niere biegt er um 180° nach ventral und cephal um und geht in den sekundären Ureter über. Dieser folgt

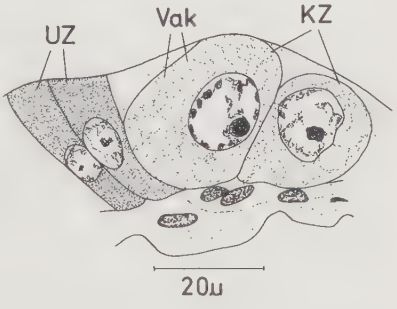

ABB. 21.

Arianta arbustorum
Mitteldarmdrüsenepithel (Divertikel I): Kalkzellen, undifferenzierte Zellen.

als offene Rinne dem Enddarm bis in die Atemöffnung. Auch der sekundäre Ureter besteht aus einem einschichtigen Epithel; seine Zellen sind etwa 3 μ hoch.

Nuchalzellen: Vor allem ventral der Atemhöhle, bei manchen Tieren cephal bis zu den Tentakeln, caudal bis zum Eiklarsack verteilt, finden sich Nuchalzellen.

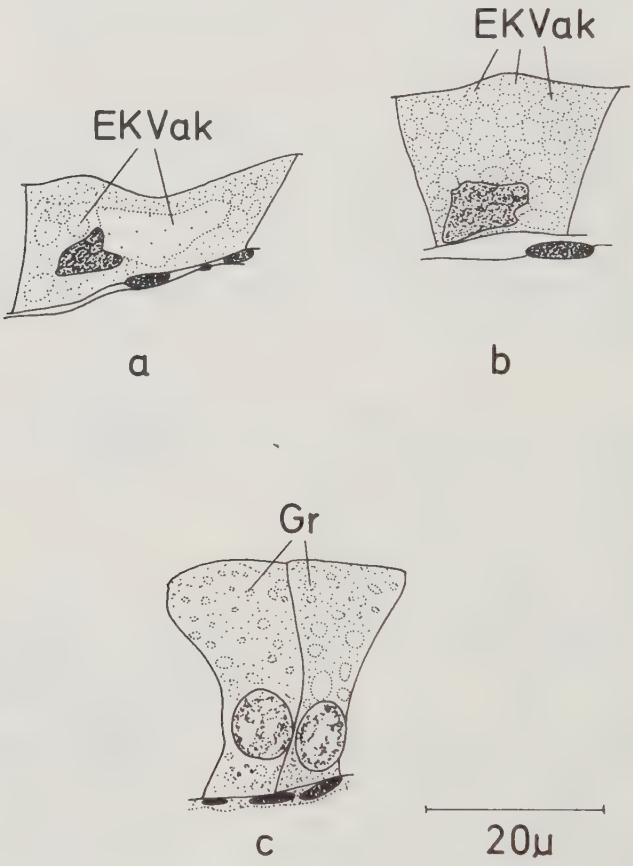

ABB. 22.

Arianta arbustorum
Zellen aus dem Epithel des Mitteldarmdrüsendivertikels II.
Erklärung siehe Text. Gr: Granula

Es sind frei im Bindegewebe liegende Zellen von ellipsoider Form. Ihr grösster Durchmesser beträgt ca. 30 μ. Die Zellkerne sind rund, sie weisen einen Durchmesser von ca. 12 μ auf. Die äussere Zellregion der Nuchalzellen lässt sich mit Kernfarbstoffen anfärben, während das Innere Plasmafärbung annimmt. Oft schliessen die Nuchalzellen eine bis mehrere ungefärbte kleine Vakuolen in sich

ein. Bei früh geschlüpften Tieren bilden sie um die Urnieren ein zusammenhängendes Gewebe. An dessen Rand kann man Zellen beobachten, deren Wand gesprengt ist, so dass der Inhalt frei im Bindegewebe liegt. Die Nuchalzellen scheinen also bei *Arianta* aus mesodermalem Gewebe in der Urnierenregion zu entstehen.

Herz und Atemhöhle: Links neben der Niere liegt das Herz. Es besteht caudal aus dem Ventrikel, einem kegelförmigen Muskelschlauch, und cephal dem sehr dünnwandigen Atrium. Die Muskelfasern verlaufen im Ventrikel teils längs, teils ringförmig, sie können auch sternförmige Figuren bilden. In den Fasern sind ausser den Zellkernen keine Strukturen zu erkennen.

Im Dach der Atemhöhle bestehen grosse Blutlakunen. Sie sind durch ein sehr dünnes einschichtiges Epithel gegen die Atemhöhle abgegrenzt.

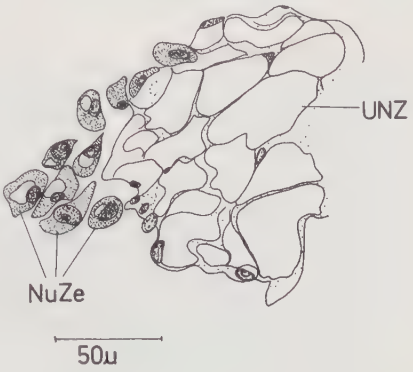

Abb. 23.

Arianta arbustorum
Urnierenrest und Nuchalzellen
(Sagittalschnitt).

Ganglien: Alle Ganglien sind im Schlüpfmoment deutlich ausgebildet. Man kann zwei Typen Ganglienzellen unterscheiden: 1. Grosskernige Zellen, deren Kerne Durchmesser bis 15 µ aufweisen. Ihr Plasma ist feingranuliert. 2. Kleinkernige Zellen mit Kerndurchmessern von 7—8 µ. Während der Zellkörper bei den grosskernigen Zellen erkannt werden kann, ist er bei den Kleinkernigen nicht genau definierbar, da diese sehr dicht beieinander liegen.

Sinnesorgane: Das Auge bildet ein Bläschen, welches durch eine dünne Bindegewebsschicht vom Fühlerganglion abgetrennt ist. Es besteht aus einer Zellage. Im distalen Teil enthalten die Zellen mehrere ungefärbte Vakuolen; sie bilden die Cornea. Der übrige Teil bildet die Retina. Sie besteht aus Pigment- und Sehzellen. Die Pigmentzellen enthalten in ihrer apikalen Hälfte braune Körnchen. Der Durchmesser ihrer Kerne beträgt ca. 6 µ, während die Kerne der Sehzellen 7—9 µ messen.

Im Innern des Bläschens liegt die Linse. Sie besteht aus einer farblosen azellulären Kugel, welche von einer dünnen zweiten Schicht überzogen ist. Beide Tentakelpaare zeigen den gleichen Aufbau: An der Tentakelspitze sind die Zellen der Körperdecke erhöht; sie bilden eine Sinneskalotte. Unter ihr liegt das Tentakelganglion. Es besteht distal aus einer Ansammlung von kleinen Ganglienzellen. Proximal enthält es eine zapfenförmige Fasermasse, die von einer lockeren

Zellschicht umgeben ist. Sie setzt sich in einen Nerv fort, der zum entsprechenden Cerebralganglion führt.

Osphradium und Osphradialganglion sind rudimentär in Form einer kleinen Zellgruppe am caudalen Ende des Atemloches ausgebildet. Lage und Innervierung dieser Zellen lassen einen Osphradiumrest vermuten: Die Zellen laufen

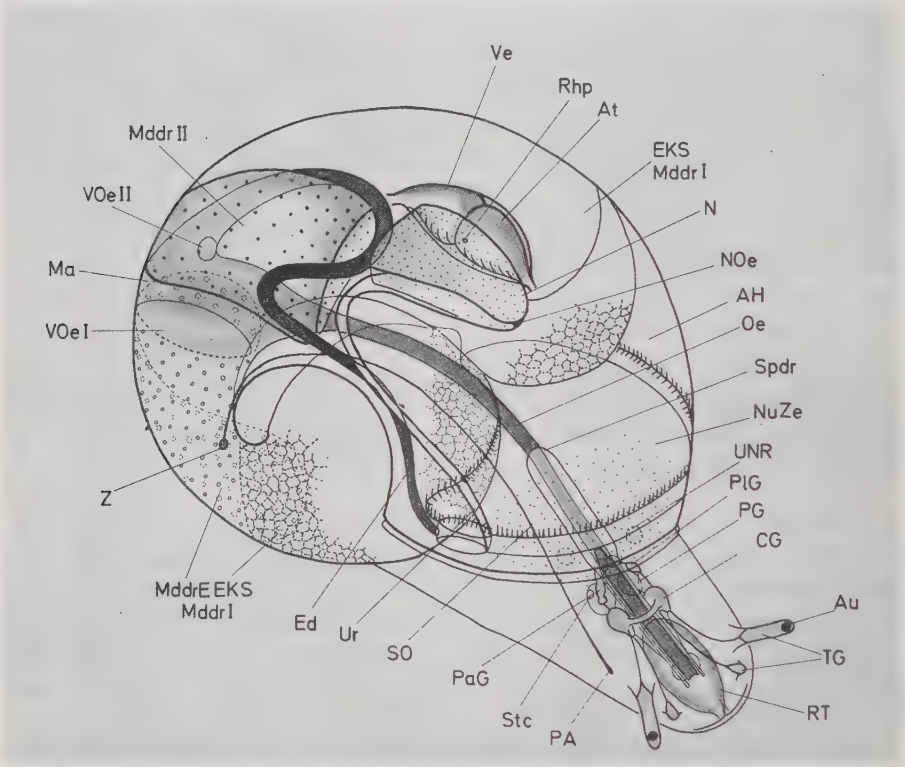

Abb. 24.

Helix pomatia
Schlüpfstadium, Schalenlänge: 5,9 mm.

in Fasern aus, welche sich zu einem dicken Nerv vereinigen, der zum rechten Parietalganglion führt.

Gonaden: Im Schlüpfstadium sind die Anlagen des Penis und des Spermoviduktes zu erkennen (Abb. 16). Die Penisanlage besteht aus einem einschichtigen Zellschlauch, dessen Epithel ca. 5 μ hoch ist. Ihr caudales blindes Ende liegt rechts neben dem rechten Cerebralganglion. Sie verläuft nach rechts cephal und mündet caudal vom rechten oberen Tentakel nach aussen. Caudal beträgt der

Durchmesser der Penisanlage ca. 45 μ; bei der Mündung misst sie nur etwa 15 μ. Die Spermoviduktanlage, ein Zellrohr von ca. 7 μ Durchmesser, beginnt ventral vom Magen, rechts neben dem Mitteldarmdrüsendivertikel I. Sie führt nach dorsal cephal, rechts neben dem Magen vorbei und folgt dem Kropf ein kurzes Stück nach cephal bis zum caudalen Ende der Atemhöhle, wo sie blind endet. Ihr einschichtiges Epithel ist ca. 3 μ hoch.

2. *Helix pomatia* (Helicidae)

a. *Aussenform*

Schale: Die Schale weist einen Durchmesser von 5,9 mm auf, sie ist rechtsgewunden und zählt 1½ Windungen. Sie ist dünn und durchscheinend.

Weichkörper: Er besitzt adultähnliche Proportionen (Abb. 24); das untere Tentakelpaar ist verhältnismässig klein. Die Podocyste ist noch vorhanden.

b. *Organe*

Die Situation im Schlüpfmoment ist derjenigen von *Arianta arbustorum* sehr ähnlich. Es werden darum im Folgenden nur die Abweichungen zu *Arianta* beschrieben.

Darmorgane: Der Kiefer zeigt keine Erhebungen und ist unten gerade. Der Pharynx weist ein mit Wimpern besetztes Dach mit einer wimperfreien medianen Rinne auf. Der Oesophag ist stärker gefaltet, er ist aus zylindrischen Zellen aufgebaut. Im Kropf bestehen keine Falten; die Zellen haben verschiedene Höhen, welche gegen den Magen abnehmen. Ausser den granulösen Zellen sind in der Speicheldrüse die gleichen Zellsorten wie bei *Arianta* zu beobachten.

An das Magenepithel sind bereits etwa zwei Schichten Muskelfasern angelagert. Der Enddarm besteht aus einem einschichtigen Zylinderepithel. In Magennähe ist er weitlumig. In Afternähe ist er sehr dünn, sein Epithel ist gefaltet, so dass ein *x*-förmiges Lumen entsteht.

Der Mitteldarmdrüsendivertikel I besteht aus dem riesigen Eiklarsack (Abb. 25/26). Seine Verbindungsöffnung zum Magen ist sehr gross: der ganze ventrale Teil des Magens ist geöffnet. Um diese Öffnung herum und in einem länglichen Lappen der Schale nach ventral anliegend, findet man an Stelle der Eiklarzellen Mitteldarmdrüsenepithel. Es ist ein kontinuierlicher Übergang Eiklarsack-Mitteldarmdrüsenepithel zu beobachten. Die histologischen Verhältnisse im Divertikel I sind ähnlich wie bei *Arianta*. Die Eiklarzellen weisen jedoch meistens eine einheitliche Vakuole auf (Abb. 27*a*. und *b*.). Auch bei in Umwandlung zu SR-Zellen begriffenen Eiklarzellen ist die Vakuole einheitlich (Abb. 27). Der Mitteldarmdrüsendivertikel II ist durch Septen in zwei miteinander verbundene Abschnitte gegliedert. Die histologischen Verhältnisse sind

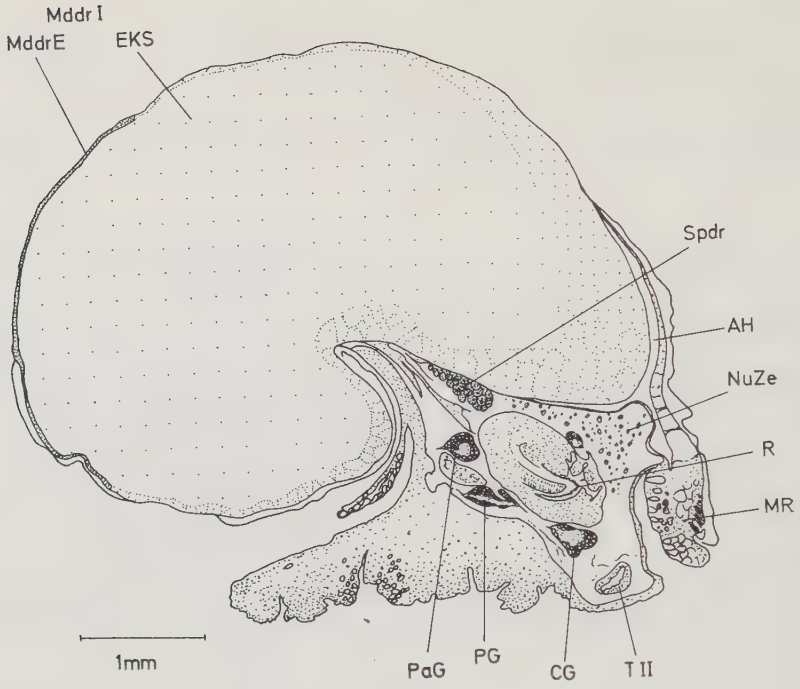

ABB. 25.

Helix pomatia
Sagittalschnitt.

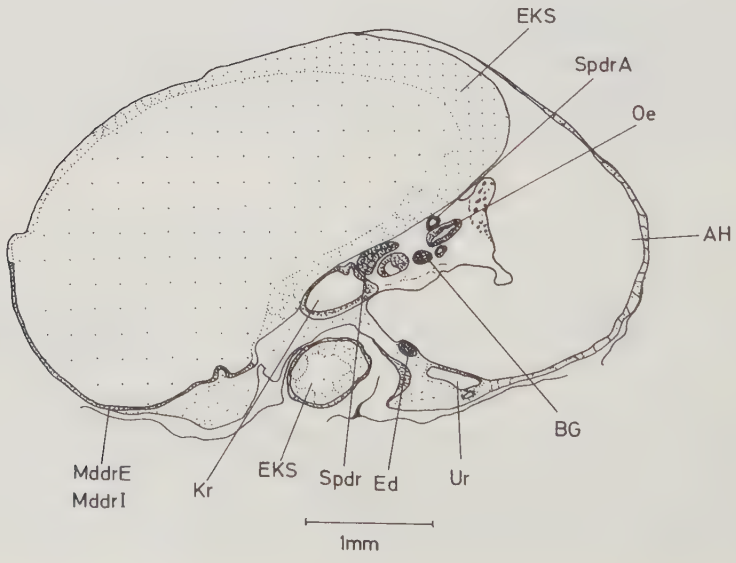

ABB. 26.

Helix pomatia
Frontalschnitt.

hier auch ähnlich wie bei *Arianta*, es sind jedoch noch keine jungen SR-Zellen vorhanden, bei welchen die Granulabildung schon eingesetzt hat. In der Nähe der Öffnung des Drüsendivertikels zum Magen, an ähnlicher Stelle wie bei *Arianta*, beobachtet man wenige Zellen mit grossen Eiklarvakuolen.

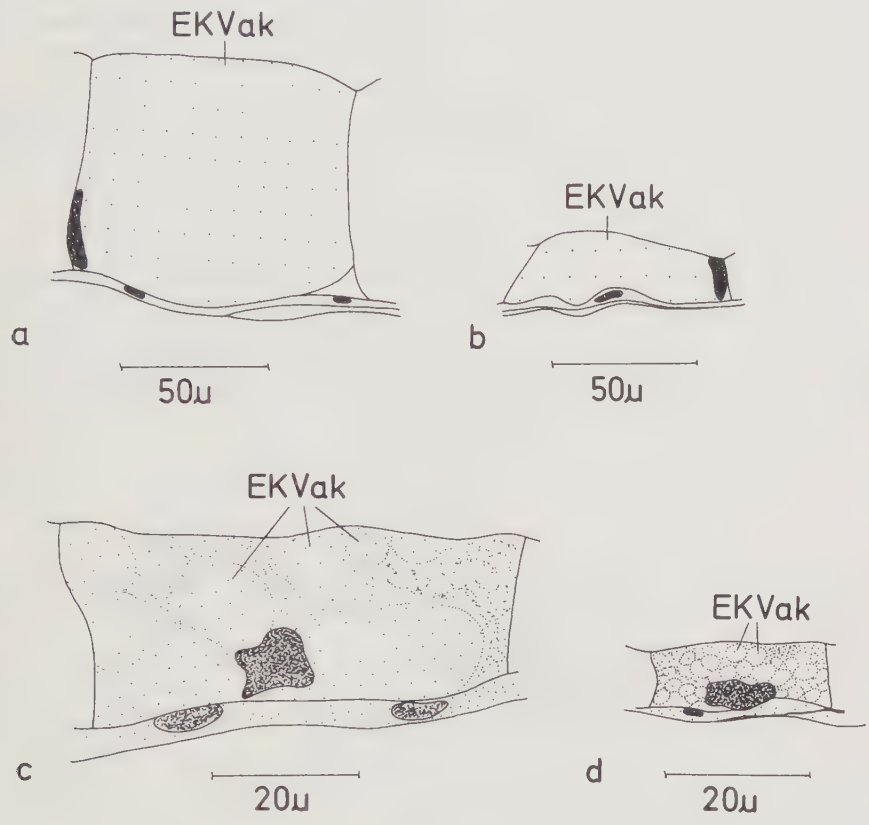

Abb. 27.

Helix pomatia
Verschiedene Umwandlungsstadien von Eiklarzellen aus dem Mitteldarmdrüsendivertikel I. Erklärung siehe Text.

Exkretionsorgane: Die Urnieren sind nahezu abgebaut. Die definitive Niere ist gross. Der sekundäre Ureter besteht im Gegensatz zu *Arianta* aus einem Rohr, das aus kubischen Zellen aufgebaut ist. Nur sein unterstes Viertel bildet eine offene Rinne.

Nuchalzellen: Die Nuchalzellen sind gross; ihr Durchmesser beträgt bis 45 µ.

Ganglien: Wir finden dieselben beiden Zelltypen wie bei *Arianta*. Die grosskernigen Zellen haben einen Durchmesser von etwa 35 μ, ihre Kerne messen bis 28 μ Durchmesser. Die kleinkernigen Zellen haben Kerne von ca. 12 μ Durchmesser.

Sinnesorgane: Bei einzelnen Exemplaren sind die Augen histologisch noch nicht ausdifferenziert: Die Zellen der Cornea haben noch granuliertes, anfärbbares Plasma. Erst ein Viertel der Retinazellen enthält Pigment. Die Linse ist noch nicht rund; es ist erst der innere Teil ausgebildet (vgl. p. 355).

Ein Osphradiumrest fehlt. Ein dicker Nervenstrang führt vom rechten Parietalganglion in die Region der Atemöffnung, verzweigt sich dort und kann nicht weiter verfolgt werden.

Gonaden: Im Schlüpfstadium sind Zwitterdrüse, Zwittergang, Spermoviduktund Penisanlage ausgebildet (Abb. 24). Die Zwitterdrüse liegt rechts neben dem Magen der Schale an. Sie besteht aus Zellen mit grossen Kernen, deren Durchmesser bis 14 μ beträgt. Der Kern ist von feingranuliertem Plasma umgeben (Abb. 28). Von der Zwitterdrüse führt der Zwittergang nach dorsal und cephal.

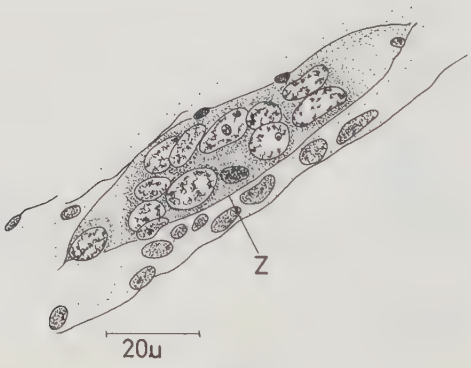

Abb. 28.

Helix pomatia
Zwitterdrüse (Sagittalschnitt)

Er besteht aus einschichtigem Epithel, welches von flachen, etwa 3 μ hohen Zellen gebildet wird. Sein Durchmesser beträgt ca. 9 μ. Er ist mit der Spermoviduktanlage verbunden, welche ebenfalls als einschichtiges ca. 18 μ durchmessendes Zellrohr vorliegt. Die Spermoviduktanlage verläuft nach cephal und mündet in die Penisanlage, welche ähnliche Lage und Bau aufweist wie diejenige von *Arianta*.

3. *Achatina reticulata* (Achatinaceae)

a. *Aussenform*

Schale: Die rechtsgewundene Schale ist spiralig. Sie ist regelmässig quer profiliert, zeigt bereits violette Bänder und ist weniger durchscheinend als diejenigen der Heliciden. Ihre Länge beträgt, 5 mm, sie zählt $2\frac{3}{4}$ Windungen.

Weichkörper: Er zeigt adultähnliche Form; der schlanke Fuss ragt nicht über das caudale Ende der Schale hinaus. Bei manchen Exemplaren haftet die Podocyste noch am Fussende; andere Tiere haben sie während dem Schlüpfen abgeworfen. Oft wird sie gefressen.

Die Tentakelpaare sind ausgebildet; die Augen können an die Spitze der oberen Tentakel vorgeschoben werden.

Die totale Länge der kriechenden Schnecke beträgt etwa 10 mm (Abb. 29).

b. *Organe*

Darmorgane: Mundhöhle, Pharynx und Radula sind ähnlich gebaut wie bei den Heliciden. Die grosse Radulatasche ragt caudal weit über den Pharynx hinaus. Der Vorderdarm zeigt auch topographisch eine deutliche Sonderung in Kropf und Oesophag. Dieser, ein enges Rohr, besteht aus einer Zellschicht, zeigt im Innern fünf Falten und ist dorsal bewimpert.

Die unpaare Speicheldrüse liegt dorsal vom caudalen Teil des Kropfes. Sie teilt sich cephal in zwei kurze Schenkel, welche sich in die dünnen Ausführgänge fortsetzten. Die Speicheldrüse besteht aus drei Zellsorten: a. Zellen mit grossen Kernen (Durchmesser 12 μ). Die Chromatinstruktur der Kerne ist locker and der Zellkörper ist von vielen Vakuolen durchsetzt. b. Zellen mit kleineren Kernen (Durchmesser 8—9 μ), die eine sehr dichte Chromatinstruktur haben. Die Vakuolen sind zahlreich und kleiner als beim Typ a. Die erste Zellsorte tritt vor allem im Innern der Drüse auf, während man die zweite Sorte in den äusseren Regionen findet. c. Kleine Zellen ohne Vakuolen mit Kernen von 8 μ Durchmesser, welche den Zellkörper fast ganz ausfüllen. Diese Zellsorte tritt verteilt in der ganzen Speicheldrüse auf. Eine Zuordnung der Zellsorten zu Ferment- oder Schleimzellen (vgl. p. 349) kann im Schlüpfmoment noch nicht erfolgen.

Der Magen besteht aus einem einschichtigen kubischen Epithel von 9—11 μ Höhe. Er ist von einer Muskelschicht umgeben, welche ventral dicker ist als dorsal. Der Enddarm besteht aus einem einschichtigen Zylinderepithel. Es trägt einen Stäbchensaum. In Magennähe sind die Zellen ca. 18 μ hoch, der Kern liegt basal. In der Afterregion sind die Zellen niedriger. Im mittleren Enddarmabschnitt beobachtet man Zellen, welche in der apikalen Hälfte mehrere kugelige kleine Körper aufweisen. Mit Eosin werden sie rot angefärbt, während Benzopurpurin nicht angenommen wird. Die PAS-Reaktion färbt die kugeligen Einschlüsse eben-

falls nicht, hingegen wird der übrige Zellinhalt rot. Vermutlich haben diese Zellen eine Drüsenfunktion.

Auch bei *Achatina* liegt die Mitteldarmdrüse in zwei Divertikeln vor, die je durch eine Öffnung mit dem Magen verbunden sind. Der Mitteldarmdrüsen-

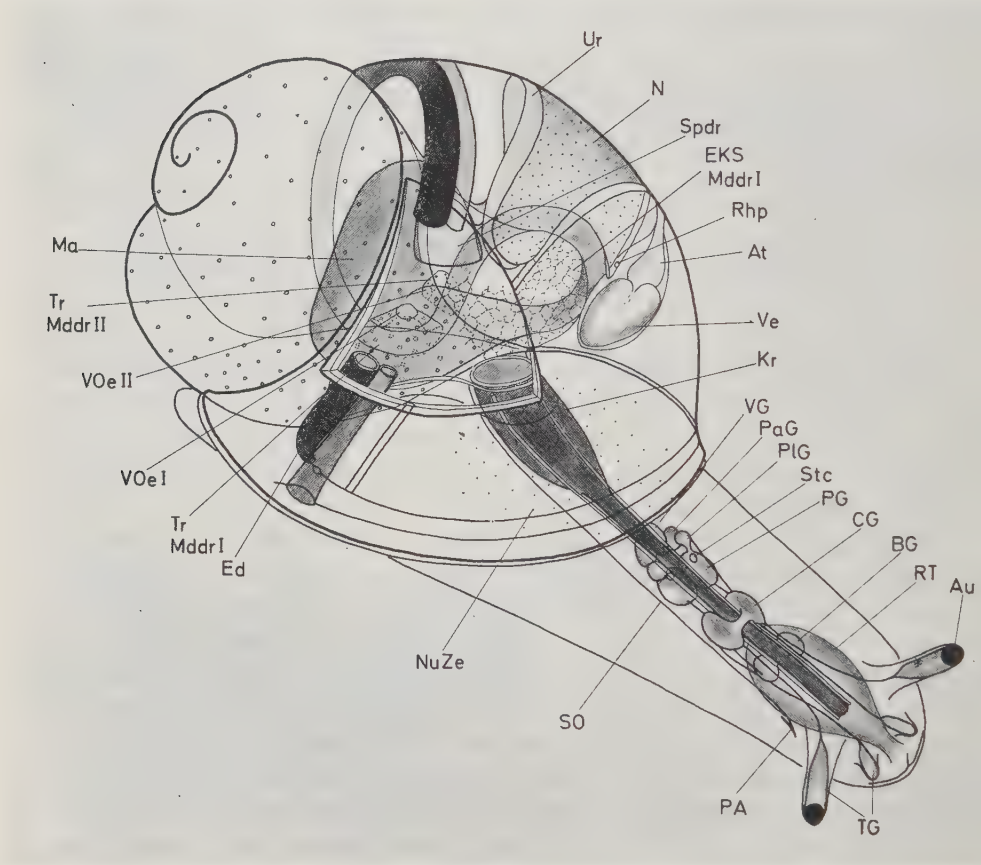

Abb. 29.

Achatina reticulata
Schlüpfstadium. Zum besseren Verständnis sind die Schale und ein Teil der inneren Organe angeschnitten gezeichnet. Tr: trichterförmiges Gewebestück (vgl. Text).
Schalenlänge: 5,4 mm.

divertikel I liegt rechts vom Magen und füllt die beiden ersten Schalenwindungen aus. Er gliedert sich in den kleinen cephal gelegenen Eiklarsack und das Mitteldarmdrüsenepithel (Abb. 30). Dieses weist zwei unterschiedliche Bezirke auf: a. Der Hauptteil besteht aus Eiklarzellen. Zwischen ihnen liegen verteilt junge

Kalkzellen und undifferenzierte Zellen. b. Von der Öffnung des Magens in den Divertikel I ragt ein trichterförmiges Gewebestück zwischen die Eiklarzellen (Abb. 29). Es ist dem Magenepithel ähnlich.

— Der Eiklarsack besteht aus bis 170 μ hohen Zellen mit riesigen Vakuolen. Am apikalen Rand der Zellen sind kleinere Randvakuolen zu beobachten (Abb. 32). Die Eiklarzellen umschliessen ein mit Eiklar gefülltes Lumen. Der Eiklarsack geht kontinuierlich in das Mitteldarmdrüsenepithel über.
— Dieses besteht hauptsächlich aus Eiklarzellen. Viele sind in Umwandlung zu SR-Zellen begriffen. Wir finden die von Weiss für *Deroceras* beschriebenen Stadien c.,m. und l. Daneben sind häufig junge Kalkzellen ohne Vakuolen und undifferenzierte Zellen vorhanden (Abb. 33). Das Mitteldarmdrüsenepithel ist stark gefaltet und enthält ein verhältnismässig kleines Lumen (Abb. 30, 31).
— Das Epithel des trichterförmigen Gewebestückes ist gefaltet. In seinen Randzonen sind junge Kalkzellen häufig. Es geht ohne scharfe Trennung in das übrige Mitteldarmdrüsenepithel über.

Dem kleineren Divertikel II, welcher links vom Magen liegt, fehlt ein Eiklarsack. Im übrigen ist er gleich aufgebaut wie der Abschnitt I. Seine Umwandlung zur adulten Mitteldarmdrüse ist weiter fortgeschritten als beim Divertikel I: Die Eiklarzellen sind kleiner und die meisten sind in Umwandlung zu SR-Zellen begriffen. Es sind viel mehr Kalkzellen und undifferenzierte Zellen vorhanden.

Nahezu ausdifferenzierte SR-Zellen sind bei *Achatina* im Gegensatz zu den Heliciden nicht vorhanden.

Exkretionsorgane: Von der rechten Urniere sind noch wenige Resten vorhanden, während die linke im Schlüpfstadium völlig abgebaut ist (vgl. Ghose, 1963). Die Urnierenreste zeigen ähnlichen Bau wie bei den Heliciden.

Die definitive Niere, ein dreieckiges flaches Organ, liegt unter der dorsalen Schalenwand. Sie berührt mit der Basis die erste Enddarmschlaufe und reicht mit der Spitze über den Kropf. Ihre Zellen bilden ein einschichtiges gefaltetes Epithel. Im Innern besteht ein Hohlraum. Der Bau der Zellen ist dem bei den Heliciden beschriebenen ähnlich. Der primäre Ureter führt von der Spitze der Niere, an deren caudalen Seite anliegend, zur Nierenbasis. Dort biegt er um 180° um und geht in den sekundären Ureter über. Dieser führt unter der Schale, dem letzten Drittel des Enddarmes anliegend, zum Atemloch.

Das Epithel des primären Ureters ist einschichtig, kubisch und schwach gefaltet. Der sekundäre Ureter weist keine Faltung auf.

Nuchalzellen: Auch *Achatina* besitzt im Schlüpfstadium Nuchalzellen (vgl. Ghose, 1963). Sie sind ähnlich gebaut wie bei den Heliciden, weisen aber nur 1—2 Vakuolen auf. Ihr Durchmesser beträgt ebenfalls um 30 μ.

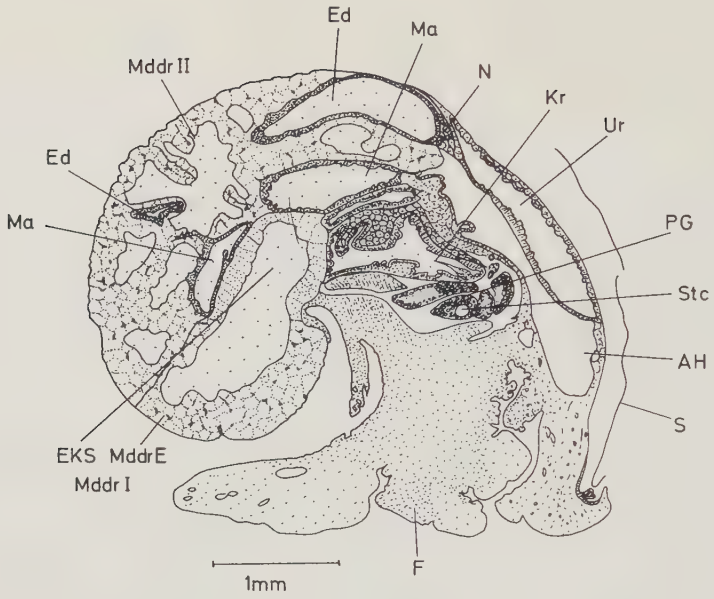

Abb. 30.

Achatina reticulata
Sagittalschnitt.

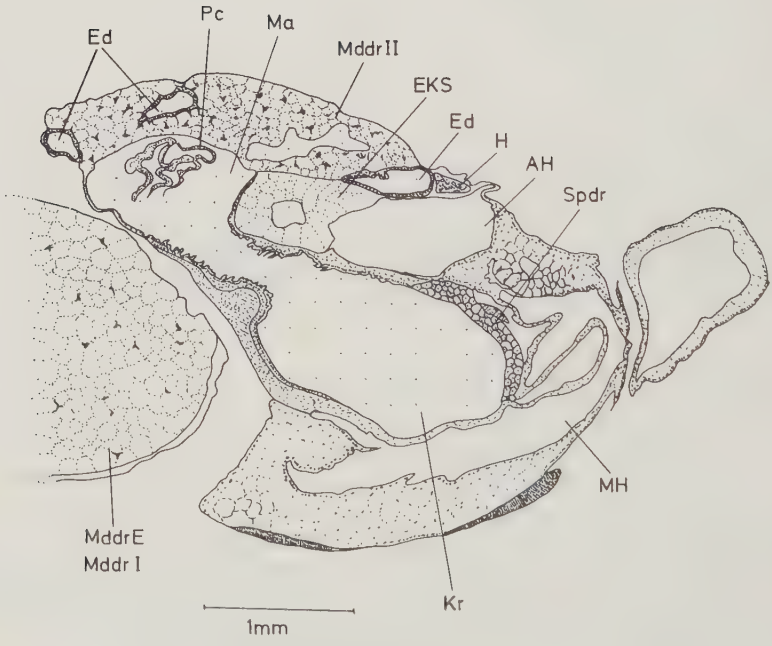

Abb. 31.

Achatina reticulata
Frontalschnitt. Im Magen ist die Podocyste erkennbar, welche gerade nach dem Schlüpfen gefressen worden ist.

Herz und Atemhöhle: Das Herz befindet sich cephal der Niere auf der linken Seite des Tieres. Ventral findet man den muskulösen Ventrikel, dorsal das dünnwandige Atrium.

Das Dach der Atemhöhle erscheint im Schlüpfstadium als diffuses Blutlakunensystem. Nur die Lungenvene ist bereits deutlich ausgebildet. Sie führt von der Spitze des Atriums dem cephalen Rand der Niere entlang quer über die Atemhöhle.

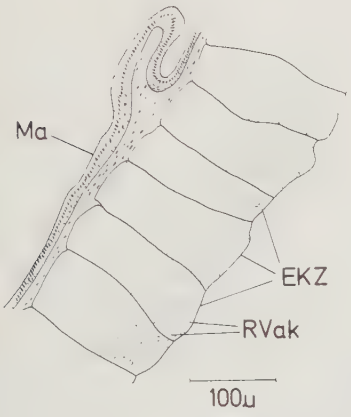

Abb. 32.

Achatina reticulata
Ausschnitt aus dem Eiklarsack.
Die Eiklarzellen weisen Randvakuolen auf.
Sagittalschnitt.

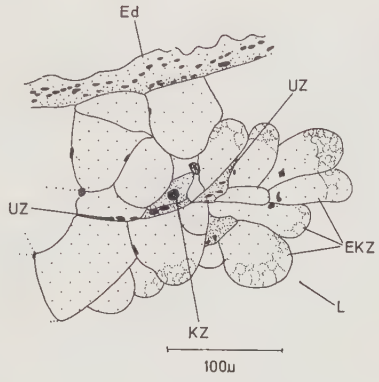

Abb. 33.

Achatina reticulata
Ausschnitt aus dem Epithel
des Mitteldarmdrüsendivertikels II.
L: Lumen, mit Eiklar angefüllt.

Ganglien: Man beobachtet ähnliche Verhältnisse wie bei den Heliciden. Die Zell- und Kerndurchmesser der grossen Ganglienzellen sind jedoch viel grösser. Man misst Zelldurchmesser bis 45 µ, Kerndurchmesser bis 30 µ.

Sinnesorgane: Augen und Tentakel sind gleich aufgebaut wie bei den Heliciden. Um die Fasermasse in der distalen Region der Tentakelganglien findet man wenige grosskernige Zellen mit granuliertem Plasma. Sie werden bei der PAS-Reaktion rot angefärbt; es handelt sich vermutlich um Drüsenzellen.

Ein Osphradiumrest ist nicht vorhanden.

Gonaden: Im Schlüpfstadium sind Penis- und Spermoviduktanlage ausgebildet (Abb. 29). Lage und Bau der Penisanlage sind ähnlich wie bei den Heliciden; sie ist jedoch bereits von 2–3 Schichten Muskelzellen umgeben. Die Spermoviduktanlage mündet in den distalen Abschnitt der Penisanlage. Sie verläuft von dort nach caudal, biegt rechts neben dem Magen nach ventral und rechts

ab, und kann nicht weiter verfolgt werden. Sie besteht aus einem dünnen, einschichtigen Zellrohr.

4. *Arion empiricorum* (Arionidae)

a. *Aussenform*

Arion gehört zu den Nacktschnecken, welche keine Aussenschale besitzen. Sein Körper ist länglich spindelförmig. Der Mantel, welcher das zu einer kleinen Kalkplatte rückgebildete Gehäuse überdeckt, bildet dorsal im cephalen Teil des

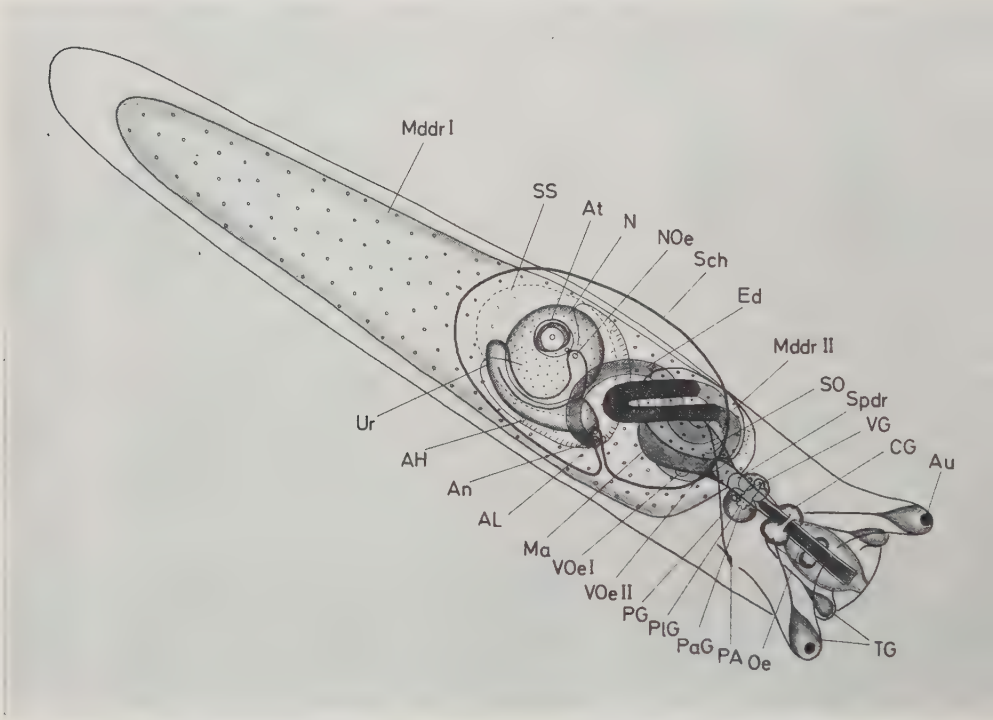

Abb. 34.

Arion empiricorum
Schlüpfstadium, Länge des Tieres: 8 mm.

Tieres den sogenannten Schild. In der cephalen rechten Region des Schildes ist eine Spalte ausgebildet, in welche sich Atemhöhle, Enddarm und Ureter öffnen (Abb. 34). Das Schlüpfstadium ist ca. 8 mm lang. Sein Aussehen ist adultähnlich; die Tentakel sind jedoch relativ zur Körperlänge kurz. Die Oberfläche der Körperdecke ist gerunzelt und schwach rot pigmentiert.

b. *Organe*

Darmorgane: Der Kiefer zeigt innen vier Wülste. Das einschichtige Epithel des Pharynx besteht aus zylindrischen Zellen von ca. 15 μ Höhe und ist stark gefaltet. Die Radula ist wie beim Adulttier gebaut; sie ist jedoch kleiner. Der Vorderdarm lässt sich histologisch in Kropf und Oesophag gliedern. Im Oesophag findet man ventral einen, dorsal drei bewimperte Längswülste. Ihre Zellen sind zylindrisch, ca. 22 μ hoch und 3 μ breit. Die Kerne liegen basal. Im Kropf sind dorsal mehrere bewimperte Längsfalten vorhanden. Seine Zellen gleichen denjenigen des Oesophags; sie weisen jedoch apikal eine kleine Vakuole auf. Die unpaare Speicheldrüse liegt dorsal dem Kropf an. Man unterscheidet in ihr vier Zelltypen: a. Grosse Zellen, deren Durchmesser ca. 45 μ beträgt. Sie haben einen feingranulierten dunkeln Kern und mehrere nicht anfärbbare Vakuolen. b. Kleine Zellen mit Durchmessern von ca. 18 μ. Ihre Zellkerne sind hell und weisen eine lockere Chromatinstruktur auf. Vakuolen sind ebenfalls vorhanden; sie lassen sich jedoch schwach anfärben. c. Zellen von ca. 20 μ Durchmesser, welche sehr grosse, nicht anfärbbare Vakuolen enthalten, und d. kleine Zellen ohne Vakuolen, deren Kern im Durchmesser 7—8 μ misst und die Zelle fast ganz ausfüllt. Auch hier ist eine Zuordnung zu den beiden Entwicklungsreihen (vgl. p. 349) nicht möglich.

Der Magen ist verhältnismässig klein (Abb. 35, 36). Er besteht aus einschichtigem Epithel, das aus hohen zylindrischen Zellen mit Stäbchensaum zusammengesetzt ist. Die Zellhöhen sind ungleich, sie betragen um 22 μ. Der Magen ist von einer dünnen Schicht Muskelzellen umgeben. Der Enddarm ist bewimpert. In Magennähe besteht er aus ähnlichen Zellen wie das Magenepithel. In der Afterregion ist sein Epithel gefaltet; die Zellen sind etwas flacher.

Die Mitteldarmdrüse besteht aus dem sehr grossen Divertikel I und dem kleineren, dem Magen links dorsal anliegenden Divertikel II (Abb. 34). Der Mitteldarmdrüsendivertikel I füllt den caudalen Teil des Tieres aus und reicht cephal bis zum Ganglienring. Der Magen wird von ihm umgeben, ausser an der Stelle, wo sich der Abschnitt II befindet. Im cephalen, ventral gelegenen Teil, ist ein kleiner Rest des Eiklarsackes zu beobachten. Der übrige Teil besteht aus Mitteldarmdrüsenepithel.

— Der Eiklarsackrest besteht aus ca. 25 Eiklarzellen mit grossen Vakuolen. Sie weisen Durchmesser bis 105 μ auf. Es ist in keinem der untersuchten Tiere ein so grosser Eiklarsack vorhanden, wie ihn Weiss für *Arion subfuscus* (2. Postembryonaltag) gezeichnet hat.

— Das Mitteldarmdrüsenepithel besteht hauptsächlich aus Eiklarzellen, zwischen welchen verteilt junge SR-Zellen, Kalkzellen und undifferenzierte Zellen vorhanden sind. Es ist follikulär gegliedert und umschliesst ein kleines, mit Eiklar

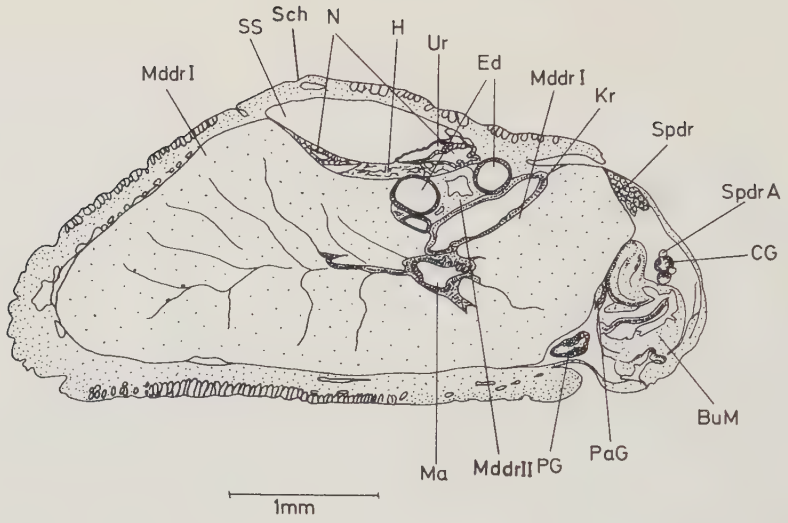

Abb. 35.

Arion empiricorum
Sagittalschnitt.

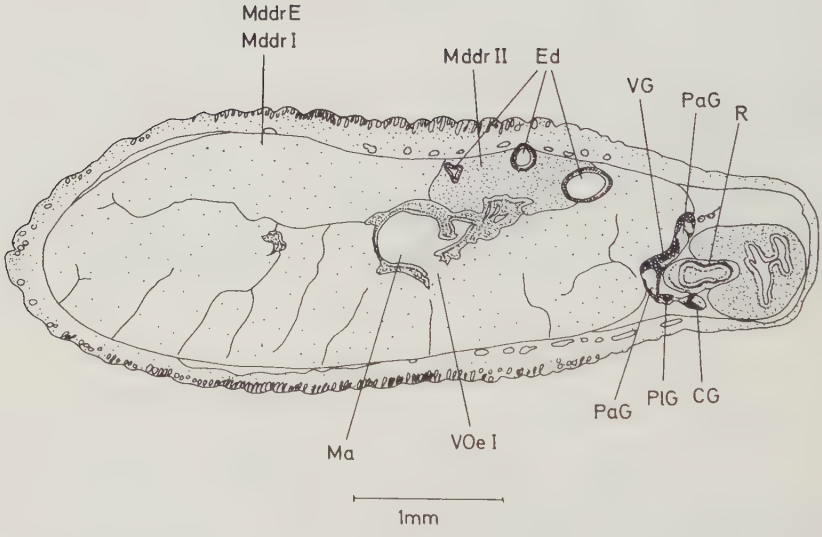

Abb. 36.

Arion empiricorum
Frontalschnitt.

gefülltes Lumen, ähnlich wie bei Achatina. Seine Eiklarzellen weisen die von Weiss für *Deroceras* beschriebenen Stadien c. und m. auf. Der Durchmesser der Zellen beträgt 75—120 μ. Das Stadium 1. ist nicht zu beobachten. Die Jungen SR-Zellen gleichen in ihrem Aufbau dem Stadium e. nach Weiss. Es sind zylindrische Zellen von unterschiedlicher Grösse, mit ovoidem, basal gelegenem Zellkern. Der Zellinhalt weist die für SR-Zellen charakteristischen Granula auf. (Abb. 37).

Um die Verbindungsöffnung des Magens zum Mitteldarmdrüsendivertikel I herum, welche sich rechts im cephalen Teil des Magens befindet, besteht eine kleine Gewebszone, welche dem Magenepithel ähnlich ist. An ihrem Rand findet man junge SR-Zellen im Stadium e. und junge Kalkzellen, sowie daran anschliessend Eiklarzellen.

Das Mitteldarmdrüsenepithel des Divertikels II ist ähnlich aufgebaut wie dasjenige des Abschnittes I. Die Eiklarzellen sind etwas leiner; sie messen 35—60 μ Durchmesser. Man findet ebenfalls nur die Weiss'schen Stadien c. und m. Es sind viele SR-Zellen im Stadium e. vorhanden. Die Eiklarzellen sind oft von mehreren SR-Zellen umgeben. Junge Kalkzellen sind häufiger als im Divertikel I. Wie bei den Heliciden und *Achatina* ist auch bei *Arion* der kleinere Mitteldarmdrüsendivertikel in der Ausdifferenzierung weiter fortgeschritten.

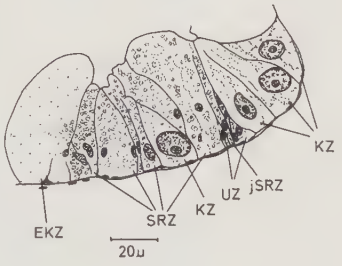

Abb. 37.

Arion empiricorum
Ausschnitt aus dem Epithel des Mitteldarmdrüsendivertikels II. jSRZ: junge SR-Zellen.

Exkretionsorgane: Die Urnieren sind im Schlüpfstadium völlig abgebaut. Die definitive Niere liegt ventral vom Schalensack. Sie ist zu einem nahezu geschlossenen Ring gebogen und umgibt das Pericard (Abb. 34). Ihr einschichtiges Epithel ist gefaltet. Die Zellen zeigen den gleichen Aufbau wie bei den Heliciden. Die Nierenöffnung befindet sich dorsal im cephalen Abschnitt der Niere. Der primäre Ureter, ein geschlossenes Rohr, führt von ihr dem rechten Nierenrand entlang nach caudal. Sein einschichtiges Epithel ist aus kubischen, ca. 5 μ hohen Zellen aufgebaut. In der rechten caudalen Region der Niere biegt er um 180° nach cephal um und geht in den sekundären Ureter über. Dieser folgt als ebenfalls geschlossenes Rohr dem primären Ureter nach cephal, erweitert sich dann stark und mündet dorsal des Anus nach aussen. Er ist gleich aufgebaut wie der primäre Ureter; sein Epithel ist jedoch gefaltet.

Nuchalzellen: Im Schlüpfstadium sind keine Nuchalzellen mehr vorhanden.

Herz und Atemhöhle: Das Herz liegt im Nierenring. Der muskulöse Ventrikel befindet sich ventral. Darüber liegt das Atrium, welches deutlich ausgebildete Muskelfasern zeigt. Der renopericardiale Gang ist ca. 90 μ lang, er weist Wimpern auf, welche gegen die Niere gerichtet sind. Der Herzbeutel besteht aus sehr dünnem, einschichtigem Epithel.

Die Atemhöhle ist flach; sie ragt cephal etwas unter dem Schalensack hervor. Ihre caudale Begrenzung ist eingebuchtet und grenzt an das Pericard. Unter dem dünnen Epithel der Atemhöhle findet man dorsal und ventral Blutlakunen. Der Rand des Atemloches und der daran anliegende Spalt im Schild sind von einem einschichtigen bewimperten Epithel überzogen.

Ganglien: Alle Ganglien sind ausgebildet. Pleural-, Parietal- und Visceralganglien sind im Vergleich zu den Pedal- und Cerebralganglien auffallend klein, was beim Adulttier nicht der Fall ist. Man kann auch hier grosskernige Ganglienzellen, deren Kerndurchmesser ca. 21 μ betragen und Kleinkernige mit Kernen von ca. 7 μ Durchmesser unterscheiden. Es sind weniger grosskernige Zellen vorhanden als bei den Heliciden und *Achatina*. Ihre Anzahl variiert in den verschiedenen Ganglien.

Sinnesorgane: Die Augen sind ähnlich aufgebaut wie bei den Heliciden. In der Sinneskalotte der Tentakel sind Zellen mit runden Kernen neben solchen mit ovalen Kernen zu unterscheiden. Das Tentakelganglion teilt sich distal bei den oberen Tentakeln in drei, bei den untern in zwei Aeste. Der unverzweigte Teil ist von im Bindegewebe liegenden Drüsenzellen umgeben. Die Mundlappen weisen ähnliche Abschlussgewebe auf wie die Tentakel. Darunter beobachtet man zwei bis mehrere kleine Ganglien.

Ein Osphradium fehlt im Schlüpfstadium.

Am caudalen Rand des Schildes ist das postpalliale Organ (vgl. SIMROTH und HOFFMANN, 1928) ausgebildet. Es besteht aus einer dem caudalen Schildrand folgenden Rinne, deren cephale Wand Wimpern trägt. Die Funktion dieses Organs ist bisher ungeklärt.

Gonaden: Im Schlüpfstadium sind Spermoviduкt- und Penisanlage zu erkennen (Abb. 34). Die Penisanlage ist ähnlich ausgebildet wie bei den beschriebenen Stylommatophora. Sie weist einen Durchmesser von 40 μ auf; ihr einschichtiges Epithel ist ca. 10 μ hoch. Wie bei *Achatina* mündet die Spermoviduktanlage in den distalen Teil der Penisanlage. Sie führt nach caudal zum Magen. Dorsal vom cephalen Magenabschnitt verläuft sie etwas nach links und führt dann auf der linken Magenseite ein kurzes Stück nach caudal. Sie wird nun lumenlos und endet blind im Bindegewebe. Die Spermoviduktanlage besteht aus einem Zellschlauch von ca. 20 μ Durchmesser. Ihr einschichtiges Epithel ist ca. 7 μ hoch und besteht aus kubischen Zellen (vgl. PABST, 1914).

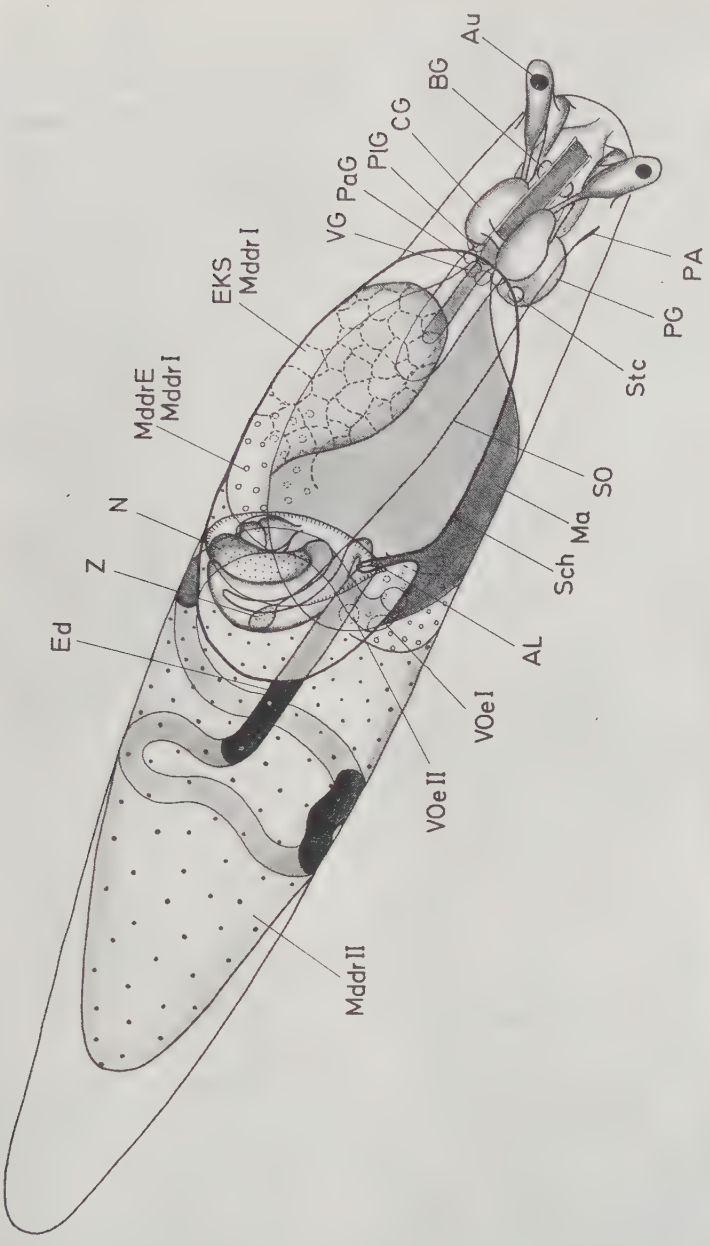

ABB. 38.
Deroceras agrestis
Schlüpfstadium, Länge des Tieres: 3,1 mm.

5. *Deroceras agrestis* (Limacidae)

a. *Aussenform*

Die Form ist ähnlich wie bei *Arion*. Der Schildspalt befindet sich jedoch in der rechten caudalen Region des Schildes. Die Körperdecke ist schwach braun pigmentiert; sie ist leicht durchscheinend. Die unteren Tentakel können nur wenig weit vorgestreckt werden. Das Tier weist eine Länge von 3,1 mm auf (Abb. 38).

b. *Organe*

Darmorgane: Der Kiefer ist median fast ganz bis dorsal gespalten. Er trägt an den Spalträndern je einen Wulst, der sich gegen ventral verjüngt. Der Kiefer reicht am Gaumendach bis weit in den Pharynx hinein. Der Pharynx ist mit

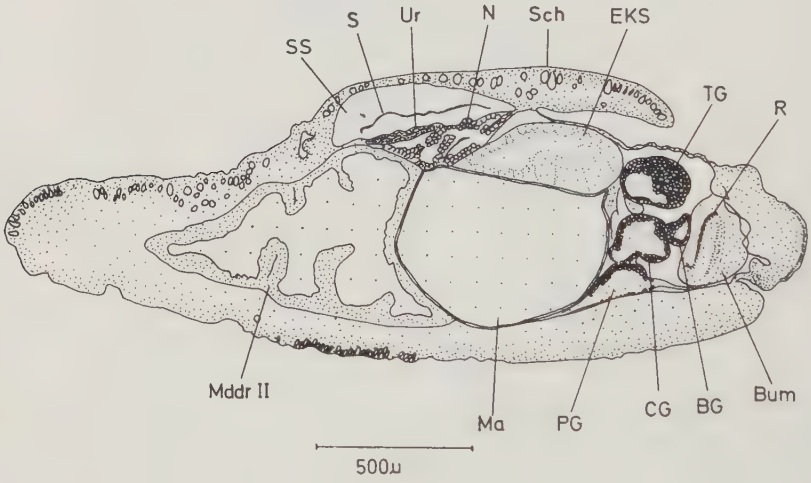

Abb. 39.

Deroceras agrestis
Sagittalschnitt.

kubischem Epithel ausgekleidet, welches dorsal medial eine Rinne aufweist. Die Radula ist wie beim Adulttier gebaut; sie ist jedoch kleiner. Der Oesophag besteht aus einschichtigem kubischem Epithel. In der cephalen Hälfte ist er bewimpert. Ein abgesetzter Kropf fehlt.

Die paarige Speicheldrüse liegt über dem cephalen Teil des Magens. Ihre beiden Teile sind caudal verwachsen. Man beobachtet in ihr die gleichen Zellsorten wie bei *Arianta*. Zusätzlich sind bei *Deroceras* wenige Zellen von ca. 18 µ Durch-

messer vorhanden, deren Kerne am Zellrand liegen und deren Plasma von vielen sehr kleinen Vakuolen durchsetzt ist.

Der Magen ist im Gegensatz zum Arionmagen gross. Er nimmt etwa ein Viertel der Länge des Tieres ein (Abb. 39, 40). Seine Wand besteht in der cephalen Region aus dünnem Plattenepithel. Im mitteleren und caudalen Teil ist bereits das für den adulten Magen typische Zylinderepithel vorhanden. Seine Zellhöhen

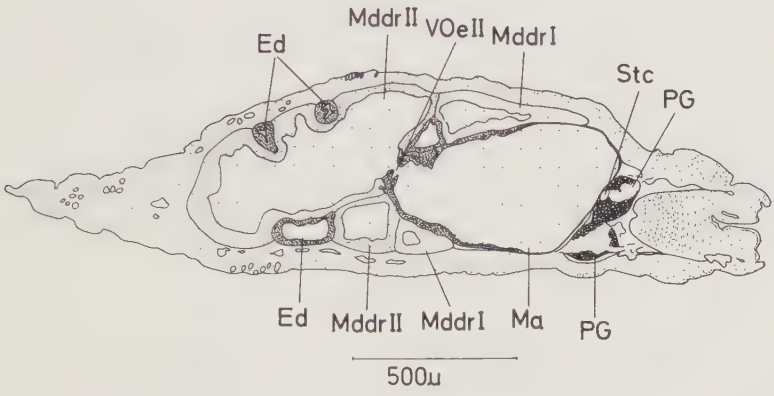

Abb. 40.

Deroceras agrestis
Frontalschnitt.

schwanken zwischen 12 µ und 30 µ. Je nach Entwicklungszustand der untersuchten Exemplare besteht der grössere Teil der Magenwand aus Platten- oder Zylinderepithel.

Der Enddarm verlässt den Magen caudal ventral gegen links. Sein bewimpertes Epithel ist 10—18 µ hoch.

Bei *Deroceras* ist der Mitteldarmdrüsendivertikel II grösser als der Divertikel I. Er füllt die caudale Hälfte des Tieres; in ihn sind die Enddarmschlingen eingebettet. Der Divertikel I liegt dem caudalen Abschnitt und der linken Seite des Magens an. Er reicht mit dem cephalen Teil nach dorsal auf den Magen und nach cephal bis über den caudalen Teil der Speicheldrüse (Abb. 38). Seine cephale Hälfte besteht aus dem Eiklarsack.

— Dieser ist aus einer Zellschicht gebildet, welche ein mit Eiklar gefülltes Lumen umgibt. Seine Zellen sind am cephalen Ende bis 135 µ hoch und 90 µ breit. Gegen das Mitteldarmdrüsenepithel zu nehmen sie kontinuierlich an Grösse ab. Der Eiklarsack geht ohne scharfe Trennung ins Mitteldarmdrüsenepithel über.

— Das Mitteldarmdrüsenepithel besteht hauptsächlich aus Eiklarzellen, welche in Umwandlung zu SR-Zellen stehen und den von Weiss beschriebenen für uns signifikanten Stadien c., m., l. und e. entsprechen (vgl. p. 328). Die grösseren Eiklarzellen messen ca. 40 μ Durchmesser. Daneben kommen junge Kalkzellen mit und solche ohne Vakuolen vor. Ihre Kerne messen ca. 12 μ Durchmesser. Undifferenzierte Zellen sind verteilt im ganzen Epithel vorhanden (Abb. 41). Die Verbindungsöffnung zum Magen befindet sich rechts caudal über dem Abgang des Enddarmes. Um sie herum beobachtet man, ähnlich wie bei Arion, ein bewimpertes Gewebestück, welches Magenepithel aufweist. Seine Ränder grenzen an kleinere Eiklarzellen von ca. 20 μ Durchmesser.

Das Epithel des Mitteldarmdrüsendivertikels II zeigt ähnlichen Aufbau. Man findet jedoch mehr SR-Zellen im Stadium e. Junge Kalkzellen und undiffe-

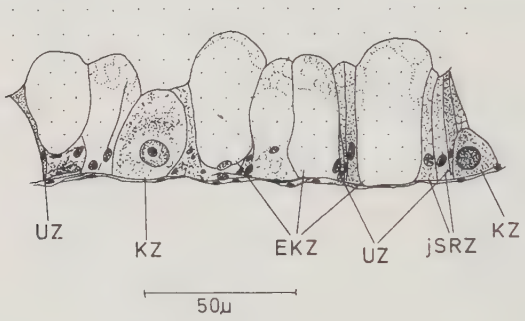

Abb. 41.

Deroceras agrestis
Ausschnitt aus dem Epithel des Mitteldarmdrüsendivertikels II.
jSRZ: junge SR-Zellen.

renzierte Zellen sind ebenfalls häufiger anzutreffen. Beide Divertikel sind ungegliedert und schliessen ein relativ grosses, mit Eiklar gefülltes Lumen ein.

Wie bei den bereits besprochenen Stylommatophora ist auch bei *Deroceras* der Divertikel II in der Ausdifferenzierung zur adulten Mitteldarmdrüse weiter fortgeschritten.

Exkretionsorgane: Es sind nicht in allen Tieren Urnierenreste zu finden. Es scheint, dass sie um den Schlüpfmoment herum vollständig abgebaut werden. Dort wo noch Urnierenreste vorhanden sind, zeigen sie ähnlichen Bau wie bei den Heliciden.

Die definitive Niere liegt ventral vom caudalen Teil des Schildes. Ihre Längsachse verläuft von links nach rechts, etwas gegen cephal gerichtet. Der

Nierenporus liegt auf der rechten Seite. Das Epithel ist gefaltet und umschliesst ein Lumen. Seine Zellen sind ähnlich gebaut wie bei den Nieren der Heliciden. Der primäre Ureter folgt vom Nierenporus dem caudalen Rand der Niere auf die linke Seite. Dort biegt er nach caudal rechts um und geht in den sekundären Ureter über. Dieser führt nach cephal und endet im dorsalen Teil des Schildspaltes gegenüber dem Anus. Das Epithel des Ureters ist einschichtig, kubisch und nicht gefaltet.

Nuchalzellen: Im Schlüpfstadium sind Nuchalzellen nur in früh geschlüpften Tieren anzutreffen. Sie gleichen denjenigen der Heliciden.

Herz und Atemhöhle: Das Herz liegt cephal der Niere an. Links befindet sich der Ventrikel, rechts das Atrium. Der gewebliche Bau ist ähnlich wie bei *Arion*. Anders als bei *Arion* enthält die Atemhöhle von *Deroceras* nur im Dach Blutlakunen. Sie mündet in einem schmalen Rohr am caudalen Rand des Schildspaltes nach aussen und nicht wie bei *Arion*, neben Anus und Uretermündung im Spalt selbst.

Ganglien: Alle Ganglien sind deutlich ausgebildet. Sie sind gross im Vergleich zur Länge des Tieres. Die Pleural-, Parietal- und Visceralganglien sind wie bei *Arion* gegenüber den Pedal- und Cerebralganglien auffällig klein. Beim Adulttier ist dieser Unterschied nicht mehr so gross. Man kann grosskernige und kleinkernige Ganglienzellen unterscheiden. Die grossen Kerne messen 10—11 μ Durchmesser, die kleinen ca. 7 μ.

Sinnesorgane: Augen und Tentakel sind ähnlich gebaut wie diejenigen der Heliciden. Ein Osphradium ist nicht zu finden. Das postpalliale Organ besteht wie bei *Arion* aus einer Rinne am caudalen Schildrand, die jedoch ventral einen Wulst aufweist. Es ist mit dem Schalensack durch einen Kanal verbunden.

Gonaden: Es sind Zwitterdrüse, Zwittergang, Spermovidukt- und Penisanlage ausgebildet (Abb. 38). Alle vier Teile sind miteinander verbunden. Caudal vom Magen, medial dorsal im Mitteldarmdrüsendivertikel II eingebettet, liegt die Zwitterdrüse. Sie besteht aus Zellen mit feingranuliertem Plasma ohne Vakuolen und runden Kernen von 7—9 μ Durchmesser. Von ihr führt der Zwittergang rechts dorsal am Magen vorbei in die Spermoviduktanlage. Der Zwittergang besteht aus einem Zellrohr von ca. 12 μ Durchmesser. Sein Epithel ist ca. 5 μ hoch. Die Spermoviduktanlage weist einen Durchmesser von ca. 9 μ auf; ihr Epithel ist ca. 3 μ hoch. Sie verläuft gegen rechts cephal in die Penisanlage, welche die gleiche Lage wie bei *Arion* einnimmt. Die Penisanlage besteht aus einem einschichtigen Zellschlauch, welcher bei der Mündung nach aussen ca. 15 μ Durchmesser misst. Im caudalen Teil erweitert sie sich stark; ihr Durchmesser beträgt dort ca. 50 μ.

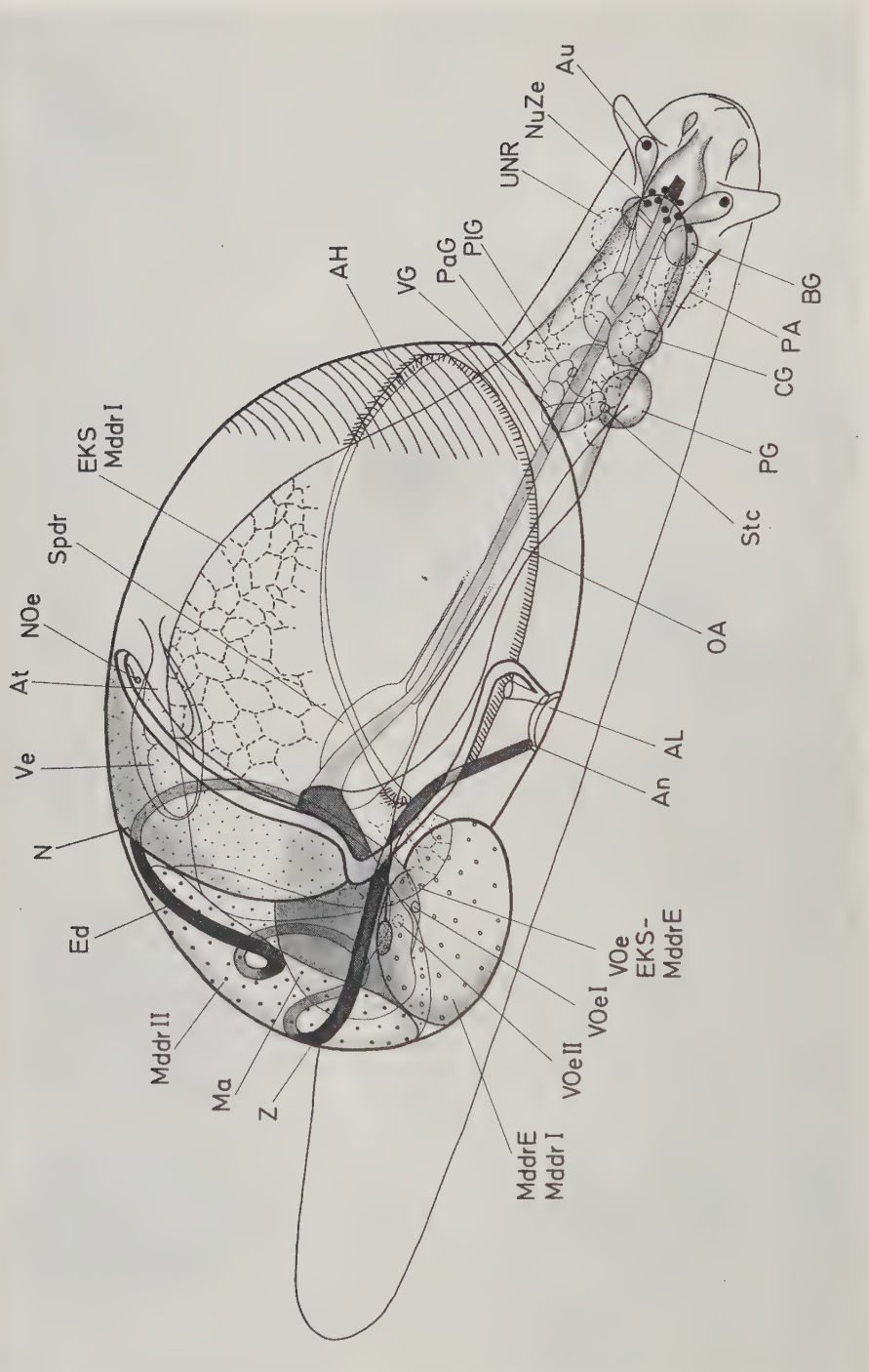

ABB. 42.
Succinea putris

6. *Succinea putris* (Succineidae)

a. *Aussenform*

Schale: Sie ist rechtsgewunden, zählt $\frac{3}{4}$ Windungen und hat eine Länge von 1,0 mm. Ihre Oberfläche ist regelmässig quer profiliert; die Schale ist dünn und transparent.

Weichkörper: Er weist adultähnliche Form auf. Das obere Tentakelpaar ist ausgebildet; die Augen können aber noch nicht an die Spitze vorgeschoben werden. Die unteren Fühler sind noch nicht sichtbar. Es ist keine Podocyste vorhanden (vgl. SCHMIDT, F., 1894) (Abb. 42).

b. *Organe*

Darmorgane: Der Kiefer bedeckt das Gaumendach wie bei *Deroceras* weit nach innen. Die Radula ist wie beim adulten Tier gebaut, wenn auch kleiner. Der Oesophag zeigt drei bewimperte Längswülste. Er besteht aus kubisch bis zylindrischen Zellen, die bis 18 μ hoch sind. Ein Kropf ist nicht zu unterscheiden. Die unpaare Speicheldrüse liegt ventral vom caudalen Abschnitt des Oesophags. Sie ist ähnlich gebaut wie bei den Heliciden.

Der Magen besteht aus einem einschichtigen Epithel mit zylindrischen, bis 25 μ hohen Zellen, mit basal liegenden Kernen. An das Magenepithel ist eine aus wenigen Zellen bestehende Muskelschicht angelagert. Der Enddarm verlässt den Magen an der ventralen Seite. Er führt links der Schale anliegend nach dorsal medial und steigt an der rechten Schalenwand etwas gegen ventral ab. Dann beschreibt er links vom Magen eine Schlaufe und führt dem caudalen Teil der Schale anliegend wieder nach rechts cephal. Er mündet in der Mantelhöhle neben der Atemöffnung nach aussen. Sein Epithel besteht aus kubischen bewimperten Zellen.

Der grössere Mitteldarmdrüsendivertikel I umgibt den Magen links, ventral und rechts. Er besteht aus dem Eiklarsack und aus Mitteldarmdrüsenepithel. Der Eiklarsack bildet den grossen cephalen Teil des Divertikels I. Er wölbt sich von ventral in die Atemhöhle vor und reicht nach cephal bis zur Basis der oberen Tentakel (Abb. 42, 43). Das Mitteldarmdrüsenepithel liegt rechts neben dem Magen und führt unter diesem durch nach links zum Eiklarsack (Abb. 44).

— Das Epithel des Eiklarsackes umgibt ein grosses mit Eiklar gefülltes Lumen. Die Zellen weisen im cephalen Teil Durchmesser bis 90 μ auf; ihre Kerne sind durch die Vakuolen flachgedrückt und liegen am apikalen Rand. Der Eiklarsack ist im caudalen ventralen Teil durch eine kleine Öffnung mit dem Mitteldarmdrüsenepithel verbunden. Die Eiklarzellen werden gegen diese Stelle kontinuierlich kleiner; ihre Kerne liegen dort basal. Der Übergang Eiklarsack-Mitteldarmdrüsenepithel ist nicht fliessend wie z.B. bei *Deroceras*.

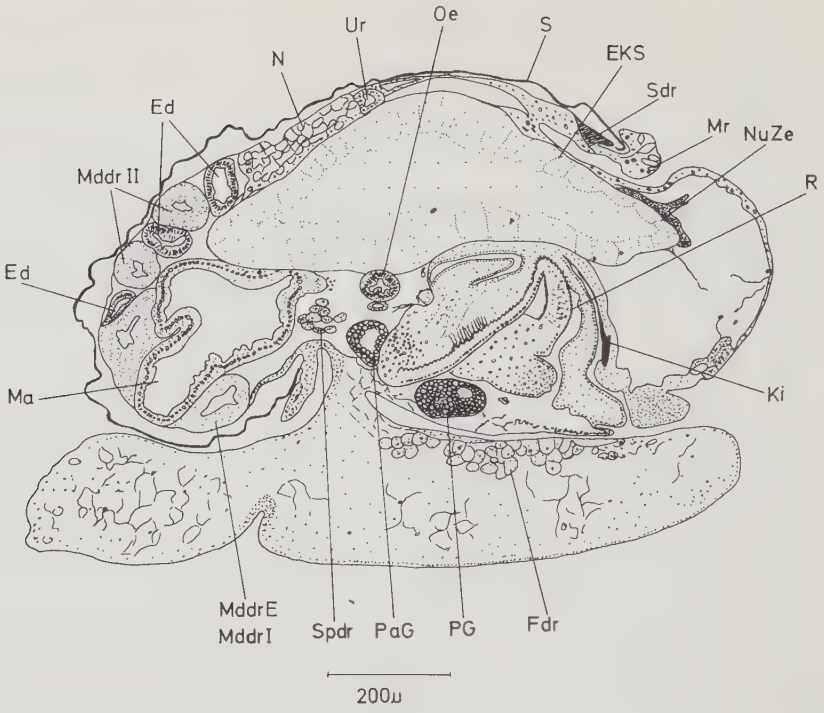

Abb. 43.

Succinea putris
Sagittalschnitt.

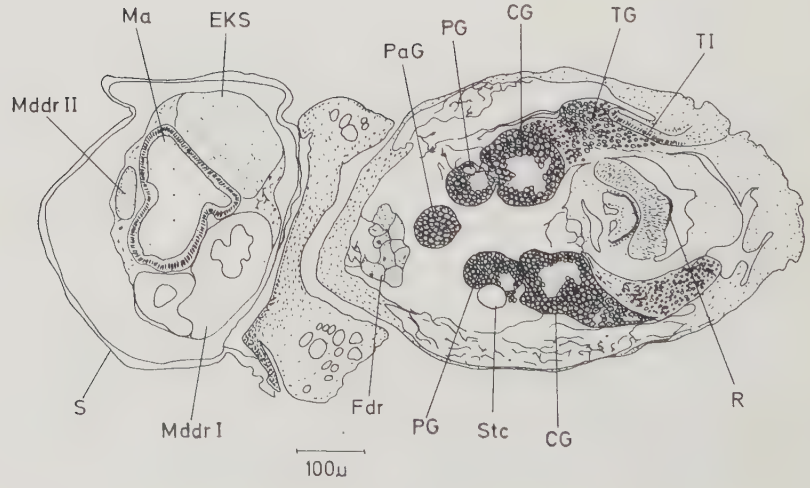

Abb. 44.

Succinea putris
Frontalschnitt.

Das Drüsenepithel stösst bei *Succinea* an die Zellen des Eiklarsackes., ähnlich wie bei *Planorbis*. Die Eiklarzellen haben an der Übergangsstelle jedoch die gleiche Höhe wie die Zellen des Mitteldarmdrüsenepithels. Ihre Vakuole ist nicht unterteilt (Abb. 46).

— Das Mitteldarmdrüsenepithel ist in Follikel gegliedert. Es weist viele fast fertig ausdifferenzierte SR-Zellen auf. Sie sind mit feinen Granula angefüllt, ihre Kerne liegen basal und messen ca. 8 μ Durchmesser. Am apikalen Rand der Zellen ist das für SR-Zellen typische feingestreifte Band zu erkennen (Abb. 45). Die von THIELE (1953) für SR-Zellen von *Succinea elegans* beschriebenen basalen Vakuolen sind noch nicht zu beobachten.

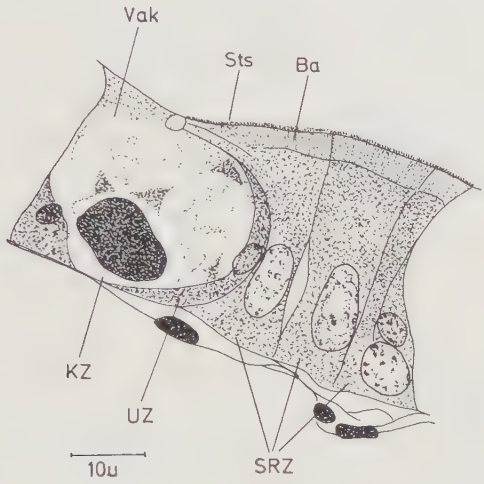

ABB. 45.

Succinea putris
Ausschnitt aus dem Epithel des Mitteldarmdrüsendivertikel II.
Ba: Für adulte SR-Zellen charakteristisches apikales, gestreiftes Band.
Sts: Apikaler Stäbchensaum.

Neben den SR-Zellen sind häufig Kalkzellen zu finden. Ihre Kerne weisen Durchmesser von 13—15 μ auf. Sie enthalten 1—2 Vakuolen. Neben diesen beiden Zellsorten sind undifferenzierte Zellen vorhanden; ihr Kerndurchmesser beträgt ca. 7 μ.

Rechts ventral besteht im Magen die Verbindungsöffnung zum Mitteldarmdrüsendivertikel I. Das Magenepithel geht dort kontinuierlich ins Mitteldarmdrüsenepithel über.

Der kleinere Mitteldarmdrüsendivertikel II liegt zwischen Magen und caudaler Schalenwand. Er reicht dorsal bis zur Niere. Sin Epithel ist follikulär gegliedert und zeigt ebenfalls nahezu adulten Bau. Bei den SR-Zellen ist zum Teil

ein Stäbchensaum zu beobachten. Die Kalkzellen sind oft grösser als im Abschnitt I und enthalten 1—4 Vakuolen. Undifferenzierte Zellen sind besonders um die Kalkzellen herum vorhanden. (Abb. 45).

Der Mitteldarmdrüsendivertikel II ist mit dem Magen durch eine kleine Öffnung in dessen linkem ventralem Teil verbunden.

Es fällt auf, dass bei *Succinea* trotz dem grossen Eiklarsack die bereits vorhandenen Mitteldarmdrüsenepithelien adultähnlich gebaut sind (vgl. p. 394).

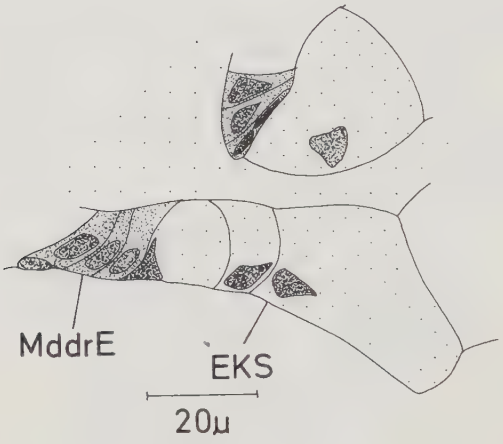

Abb. 46.

Succinea putris
Übergang Mitteldarmdrüsenepithel-Eiklarsack (Frontalschnitt).

Exkretionsorgane: Links und rechts neben der Spitze des Eiklarsackes sind Reste der Urnieren vorhanden. Ihr Aufbau ist ähnlich wie bei denjenigen der Heliciden.

Die definitive Niere liegt quer unter dem caudalen dorsalen Teil der Schale. Der Nierenporus befindet sich auf der linken Seite. Von dort führt der primäre Ureter nach rechts dem cephalen Rand der Niere entlang. Am rechten Ende geht er in den sekundären Ureter über der gegen cephal verläuft und neben der Atemöffnung nach aussen mündet. Das Epithel des Ureters ist einschichtig und kubisch.

Nuchalzellen: Sie sind am cephalen Ende des Eiklarsackes zu finden. Ihre Form ist rund bis ovoid; sie messen bis 27 µ Durchmesser. Oft enthalten sie ca. 5 kleine Vakuolen. Man findet aber auch Tiere, deren Nuchalzellen keine Vakuolen aufweisen.

Herz und Atemhöhle: Das Herz befindet sich ventral dem linken Teil der Niere. Caudal liegt der Ventrikel, cephal das Atrium. Die Herzmuskulatur ist erst schwach ausgebildet.

Die Atemhöhle enthält nur im Dach Blutlakunen. Wie bei den Heliciden sind auch bei *Succinea* noch keine Gefässe ausgebildet. Von ventral wölbt sich der Eiklarsack in die Atemhöhle vor.

Ganglien: Alle Ganglien sind deutlich ausgebildet. Sie sind im Vergleich zur Körperlänge sehr gross. Es sind ebenfalls zwei Zellsorten zu beobachten: a. grössere Ganglienzellen, deren Kerne 12—24 μ Durchmesser aufweisen, und Kleinere, mit Kerndurchmessern von ca. 7 μ.

Sinnesorgane: Die Augen können nicht in die Fühlerspitze vorgeschoben werden. In ihrem Bau gleichen sie denjenigen der beschriebenen Stylommatophora. Die oberen Tentakelganglien sind ausgebildet, werden aber ebenfalls noch nicht in die Tentakelspitzen vorgeschoben. Das untere Tentakelpaar ist erst in der Anlage vorhanden. Die Sinneskalotte besteht aus wenigen Zellen. Vom Tentakelganglion ist eine kleine Zellkernansammlung zu erkennen; die Fasermasse ist erst sehr spärlich vorhanden.

Ein Osphradium fehlt.

Gonaden: Rechts neben dem Magen, dorsal im Mitteldarmdrüsendivertikel eingebettet, liegt die Zwitterdrüse. Im Zentrum besteht sie aus Zellen mit ca. 8 μ durchmessenden Kernen, während die Zellen der äusseren Region Kerne mit 5—6 μ Durchmesser aufweisen. Das Plasma beider Zellsorten ist feingranuliert und enthält keine Vakuolen (Abb. 47). Von der Zwitterdrüse führt der Zwittergang rechts neben dem Eiklarsack nach cephal in die Oviduktanlage (Abb. 42). Der Zwittergang besteht aus einem lumenlosen ca. 9 μ dicken Zellstreifen. Die Oviduktanlage verläuft weiter nach cephal und mündet auf der Höhe des rechten Pleuralganglions nach aussen. Sie besteht aus einem einschichtigen Zellschlauch von ca. 10 μ Durchmesser; ihr Epithel ist ca. 5 μ hoch. Die Penisanlage, welche die gleiche Lage aufweist wie bei den beschriebenen Stylommatophora, hat caudal vom rechten oberen Fühler ihre eigene Öffnung nach aussen (Abb. 42). Bei manchen Tieren besteht sie erst aus einer kleiner Einsenkung der Körperdecke caudal vom rechten oberen Tentakel. Bei andern untersuchten Exemplaren ist sie bereits ca. 65 μ lang. Ihr Durchmesser beträgt ca. 20 μ, und das einschichtige kubische Epithel ist ca. 6 μ hoch.

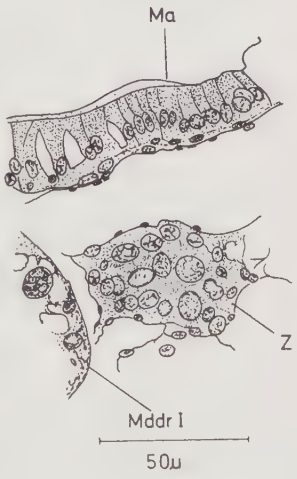

Abb. 47.

Succinea putris
Zwitterdrüse (Frontalschnitt).

TAB. I. *Übersicht über die Organe im Schlüpfstadium*

	Planorbis	*Physa*	*Limnaea*	*Arianta*	*Helix*
Schale	1 Windung linksgewunden Durchmesser: 0,68 mm	1 Windung linksgewunden Länge: 0,72 mm	1½ Windungen rechtsgewunden Länge: 1,3 mm	1½ Windungen rechtsgewunden Durchmesser: 2,4 mm	1½ Windungen rechtsgewunden Durchmesser: 5,9 mm
Pharynx	zwei bewimperte Zellreihen	unbewimpert	unbewimpert	dorsal bewimpert	dorsal bewimpert
Radula	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich
Vorderdarm	cephale Hälfte bewimpert	bewimpert	bewimpert, Kropf	Längswülste, Kropf	Längswülste, Kropf
Speicheldrüse	paarig, caudal verwachsen	paarig, caudal verwachsen	unpaarig	unpaarig	unpaarig
Magen	Zylinderepithel, mehrere Schichten Muskelzellen	kubisches Epithel, 1—2 Schichten Muskelzellen	Zylinderepithel, mehrere Schichten Muskelzellen	kubisches Epithel, wenige Muskelzellen	Zylinderepithel, 2 Schichten Muskelzellen
Mitteldarmdrüsendivertikel I	– Eiklarsack gross Zelldurchmesser: 100—110 μ. – Drüsenepithel: SR-Zellen im Stadium l. und e., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	– Eiklarsack klein, Zelldurchmesser: 45—50 μ. – Drüsenepithel: SR-Zellen, Kalk zellen, undifferenzierte Zellen	– Eiklarsack gross, Zelldurchmesser: 120 μ. – Drüsenepithel: SR-Zellen im Stadium e., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	Eiklarsack gross Zelldurchmesser: 120 μ. – Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen im Stadium l., e.; Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	Eiklarsack gross Zelldurchmesser: bis 150 μ. – Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen Stadien l., e., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen
Mitteldarmdrüsendivertikel II	– Eiklarsack gross Zelldurchmesser: 90 μ. – Drüsenepithel: wenige undifferenzierte Zellen	– Eiklarsack wie bei Mddrdiv. I – Drüsenepithel: SR-Zellen, Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	– Eiklarsack wie bei Mddrdiv. I – Drüsenepithel: SR-Zellen im Stadium e., Kalkzellen, undiff. Zellen	nur Drüsenepithel: wenige Eiklarzellen, viele SR-Zellen im Stadium l., e., Kalkzellen undifferenzierte Zellen	nur Drüsenepithel: wenige Eiklarzellen, viele SR-Zellen im Stadium e., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen

	Planorbis	*Physa*	*Limnaea*	*Arianta*	*Helix*
Enddarm	bewimpert, After bei einzelnen Exemplaren noch geschlossen	in Magennähe bewimpert	in Magen- und Afternähe bewimpert	im letzten Viertel bei einigen Exemplaren bewimpert	im letzten Viertel bei einzelnen Exemplaren bewimpert
Urnieren	abgebaut	abgebaut	abgebaut	von beiden Urnieren Reste vorhanden	von beiden Urnieren Reste vorhanden
Definitive Niere	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich
Nuchalzellen	mit Vakuolen, Durchmesser bis 25 μ	mit Vakuolen, Durchmesser bis 22 μ	mit Vakuolen, Durchmesser bis 21 μ	mit Vakuolen, Durchmesser bis 30 μ	mit Vakuolen, Durchmesser bis 45 μ
Ventrikel und Atrium	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich
Atemhöhle	Blutlakunen im Dach, Atemöffnung gross	Blutlakunen im Dach	Blutlakunen im Dach	Blutlakunen im Dach	Blutlakunen im Dach
Augen	adultähnlich	adultähnlich, gross im Vergleich zur Körperlänge	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich, bei einzelnen Exemplaren noch nicht fertig ausgebildet
Osphradium	unpaares Bläschen	unpaares Bläschen	Bläschen, dorsal geteilt	Leiste in Mantelhöhle	nicht vorhanden
Ganglien	adultähnlich, relativ gross	adultähnlich, relativ gross	adultähnlich, relativ gross	adultähnlich, relativ gross	adultähnlich, relativ gross
Gonaden	– Oviduktanlage	– Zwitterdrüse – Zwittergang – Oviduktanlage – Penisanlage	– Zwitterdrüse – Zwittergang – Oviduktanlage – Penisanlage	– Spermovidukt- und Penisanlage	– Zwitterdrüse – Zwittergang – Spermovidukt- und Penisanlage

	Achatina	*Arion*	*Deroceras*	*Succinea*
Schale	2¾ Windungen rechtsgewunden violette Zeichnung Länge: 5,4 mm	Innenschale	Innenschale	¾ Windung rechtsgewunden Länge: 1,0 mm
Pharynx	dorsal bewimpert	Längsfalten	mediale Rinne, unbewimpert	unbewimpert
Radula	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich
Vorderdarm	Längswülste, Kropf	bewimperte Längswülste, Kropf	cephale Hälfte bewimpert	3 bewimperte Längswülste
Speicheldrüse	unpaarig	unpaarig	paarig, caudal verwachsen	unpaarig
Magen	kubisches Epithel, 2—3 Schichten Muskelzellen	Zylinderepithel, 1—2 Schichten Muskelzellen	z.T. Platten-, z.T. Zylinderepithel, wenige Muskelzellen	Zylinderepithel, wenige Muskelzellen
Mitteldarmdrüsendivertikel I	– Eiklarsack klein, Zelldurchmesser: 170 μ. – Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen Stadien c., m., l., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	Eiklarsack klein, Zelldurchmesser: 105 μ. – Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen Stad. e., Kalkzellen, undiff. Zellen	– Eiklarsack klein, Zelldurchmesser: bis 135 μ. – Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen Stadien c., m., l., e., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	– Eiklarsack gross, Zelldurchmesser: 90 μ. – Drüsenepithel: SR-Zellen, Kalkzellen, undifferenzierte Zellen
Mitteldarmdrüsendivertikel II	nur Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen Stadien c., m., l., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	nur Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen Stadium e., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	nur Drüsenepithel: Eiklarzellen, SR-Zellen Stadien c., m., l., e., Kalkzellen, undifferenzierte Zellen	nur Drüsenepithel: SR-Zellen, Kalkzellen, undifferenzierte Zellen

	Achatina	*Arion*	*Deroceras*	*Succinea*
Enddarm	bewimpert	bewimpert	bewimpert	bewimpert
Urnieren	nur von rechter Urniere Reste vorhanden	abgebaut	bei einzelnen Exemplaren Reste vorhanden	von beiden Urnieren Reste vorhanden
Definitive Niere	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich
Nuchalzellen	mit Vakuolen, Durchmesser bis 30 μ	abgebaut	bei einzelnen Exemplaren völlig abgebaut	z.T. mit Vakuolen, Durchmesser bis 27 μ
Ventrikel und Atrium	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich
Atemhöhle	Blutlakunen im Dach, Lungenvene ausgebildet	Blutlakunen im Dach und am Boden	Blutlakunen im Dach, von Anus und Ureter getrennte Atemöffnung	Blutlakunen im Dach
Augen	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich	adultähnlich, können nicht in die Tentakelspitze vorgeschoben werden
Osphradium	nicht vorhanden	nicht vorhanden	nicht vorhanden	nicht vorhanden
Ganglien	adultähnlich, relativ gross	adultähnlich, relativ gross. Cerebral- und Pedalganglien im Verhältnis zu den übrigen Ganglien grösser als beim Adultus		adultähnlich, relativ gross
Gonaden	– Spermoviduktanlage – Penisanlage	– Spermoviduktanlage – Penisanlage	– Zwitterdrüse – Zwittergang – Spermovidukt- und Penisanlage	– Zwitterdrüse – Zwittergang – Spermovidukt- und Penisanlage

Tab. II.

Eigrösse, Schalenlänge im Schlüpfmoment, Embryonalzeit und Entwicklungstemperatur

	Totalei in mm		Eizelle Durchmesser in µ	Schalenlänge/ -durchmesser in mm	Embryonalzeit in Tagen	Entwicklungs- temperatur in ° C
	Länge	Breite				
Planorbis . .	1,27	0,91	140	0,68	9—11	25
Physa	0,93	—	170	0,72	9	25
Limnaea . .	1,39	1,03	130	1,3	11	25
Arianta . . .	2,88	—	170	2,4	17—20	19—22
Helix	6,42	6,01	200	5,9	13—20	25
Achatina . .	6,34	5,25	?[1]	5,4	15[2]	>25
Arion	3,44	—	210	8[3]	27—31	19—22
Deroceras . .	2,04	1,82	150	3,1[3]	17—25	19—22
Succinea . .	1,67	—	150	1,0	10	25

[1] Die frisch abgelegten Eier enthalten Keime, deren Entwicklung bereits weit fortgeschritten ist.
[2] Nach *Ghose* (1962), ohne Angaben über die Entwicklungstemperatur.
[3] Totallänge des Tieres.

IV. DISKUSSION

A. Variabilität im Schlüpfstadium innerhalb der Art

1. *Schale:* Die Variabilität der Schalenlängen innerhalb der Art ist bei den untersuchten Pulmonaten-Arten im Vergleich zu den Prosobranchiern mit Nähreier-Entwicklung gering (vgl. Fioroni, 1966, Tab. XLIV). Die Abweichungen der Schalenlängen vom arithmetischen Mittel betragen bei keiner schalentragenden Art mehr als $\pm 16\%$. Sie sind vergleichbar mit denjenigen von Prosobranchiern, die sich embryonal von Eiklar ernähren, wie z.B. *Fusus*. Fioroni und Portmann (1968) erklären die geringe Variabilität der Schalenlänge im Schlüpfstadium bei *Fusus* mit der relativ einfach auszuführenden Eiklaraufnahme. Die Nähreieraufnahme dagegen ist komplizierter: Zum Teil werden die Nähreier von den Embryonen ganz verschlungen oder sie werden mit dem Velum gedreht, so dass sich Dotterplättchen ablösen. Diese Aufgaben werden von den einzelnen Embryonen verschieden gut gelöst, was sich in grösseren Entwicklungsunterschieden und damit auch in einer grösseren Variabilität der Schalenlängen im Schlüpfstadium äussert (vgl. Fioroni, 1966).

2. *Innere Organe:* Die Variabilität in der Ausbildung der Organe innerhalb der Art ist im Schlüpfstadium ebenfalls gering.

Bei *Planorbis* ist der Anus bei einigen der untersuchten Exemplare noch geschlossen.

Physa weist Unterschiede in der Grösse der Eiklarsäcke auf. Bei *Arianta* sind zum Teil noch grosse Urnierenreste anzutreffen. In früh geschlüpften Tieren bilden die Nuchalzellen noch ein zusammenhängendes Gewebe, während sie bei später geschlüpften Exemplaren als freie Zellen im Bindegewebe liegen (vgl. p. 355).

Die Schlüpfstadien von *Helix* zeigen bezüglich Urnierenreste und Nuchalzellen die gleichen Unterschiede wie diejenigen von *Arianta*. Einige der untersuchten Tiere haben noch nicht fertig ausgebildete Augen.

Deroceras weist in der Magenwand neben dem embryonalen Plattenepithel mehr oder weniger Zylinderepithel auf (vgl. p. 373). Urnierenreste und Nuchalzellen sind nicht in allen Tieren zu beobachten.

Bei *Succinea* besteht die Penisanlage erst in einer kleinen Einsenkung der Körperdecke oder sie ist bereits als kurzer Schlauch ausgebildet.

B. Vergleich Schlüpfstadium-Adulttier

Die frisch geschlüpften Pulmonaten gleichen äusserlich dem Adulttier. Im Organbestand und in der histologischen Ausdifferenzierung der Organe bestehen jedoch grössere Abweichungen.

Die Torsion ist bei allen untersuchten Arten im Schlüpfstadium abgeschlossen.

Darmorgane: Bei *Planorbis*, den Heliciden und *Achatina* ist der Pharynx im Schlüpfmoment noch bewimpert. Der Oesophag zeigt bei den Basommatophora, bei *Arion*, *Deroceras* und *Succinea* zum Teil ganz, zum Teil nur im cephalen Teil noch Bewimperung. Die Eiklaraufnahme geschieht mit Hilfe der Wimpern in Pharynx und Oesophag und dauert bis zum Schlüpfen an. Das erklärt die wenigstens noch teilweise vorhandene Bewimperung von Pharynx und Vorderdarm im Schlüpfmoment.

Der Magen weist bei *Helix* im Gegensatz zum Adulttier noch keine Schleimzellen auf. Das Magenepithel von *Arianta* und *Deroceras* besteht zum Teil aus Plattenepithel, was allerdings bei *Arianta* auf eine Dehnung des Magens infolge der starken Eiklaraufnahme vor dem Schlüpfen zurück zu führen ist (vgl. p. 350). Ausser bei *Limnaea* und *Planorbis* sind bei allen Arten erst wenige Schichten Muskelzellen an das Magenepithel angelagert.

Die Mitteldarmdrüse ist bei allen untersuchten Arten nicht definitiv ausgebildet. Mindestens ein Teil des Eiklarsackes ist noch vorhanden und wird erst

postembryonal zu einem Teil der adulten Mitteldarmdrüse umgebaut. In den Mitteldarmdrüsenepithelien erkennt man bereits die adulten Zelltypen, sie sind jedoch noch nicht definitiv ausdifferenziert. In den Drüsenepithelien von *Achatina*, *Arion* und *Deroceras* sind noch sehr viele Eiklarzellen vorhanden.

Exkretionsorgane: Während bei den Basommatophora die Urnieren im Schlüpfmoment völlig abgebaut sind, findet man bei den Stylommatophora ausser bei *Arion* noch Urnierenreste. Sie sind jedoch nicht mehr funktionsfähig. Die Ausführgänge sind teilweise abgebaut und nur bei den Heliciden konnte noch vereinzelt eine Wimperflamme gefunden werden. Die definitive Niere weist geweblich adulten Bau auf.

Nuchalzellen: Ausser bei *Arion* und bei einzelnen Exemplaren von *Deroceras* sind bei allen Arten im Schlüpfstadium Nuchalzellen zu finden. Bisher sind Nuchalzellen innerhalb der Pulmonaten nur für die Basommatophora und *Achatina* beschrieben worden. Sie scheinen jedoch bei allen Pulmonaten vorzukommen. Das Fehlen von Nuchalzellen im Schlüpfstadium bei *Arion* ist vermutlich auf die lange Entwicklungszeit dieser Art zurück zu führen (vgl. Tab. II). Die Basommatophora enthalten im Schlüpfstadium noch um 100 Nuchalzellen, was auch für *Succinea* gilt. Die Heliciden und *Achatina* weisen gegen 1000 Nuchalzellen auf.

Herz und Atemhöhle: Das Herz ist bei allen untersuchten Arten ausgebildet. Die Atemhöhle weist im Schlüpfstadium Blutlakunen auf. Gefässe sind noch nicht ausgebildet, ausser bei *Achatina*, wo die Lungenvene bereits deutlich zu erkennen ist.

Bei *Planorbis* weist das Adulttier in der Atemhöhle zwei Falten auf, durch welche sie in zwei Abschnitte geteilt werden kann. Im Schlüpfstadium ist erst die Anlage einer Falte zu erkennen.

Ganglien: Die Ganglien sind im Schlüpfstadium stark positiv allometrisch ausgebildet. Ihre Proportionen entsprechen noch nicht überall denjenigen der adulten Ganglien. Bei *Arion* und *Deroceras* sind die Pleural-, Parietal- und Visceralganglien verglichen mit den Pedal- und Cerebralganglien im Schlüpfstadium sehr klein. Beim Adultus ist dieser Unterschied nicht mehr so auffällig (vgl. p. 370 und 375). Das linke Parietalganglion ist bei den adulten Heliciden meistens mit dem Visceralganglion verschmolzen, während im Schlüpfstadium beide Ganglien auch äusserlich deutlich getrennt sind.

Sinnesorgane: Augen und Tentakel sind ausser bei *Helix* und *Succinea* wie beim Adulttier ausgebildet. *Helix* weist im Schlüpfstadium zum Teil geweblich noch nicht voll ausdifferenzierte Augen auf. Bei *Succinea* können die Augen nicht in die Tentakelspitzen vorgeschoben werden. Die sehr kleine Anlage des zweiten Tentakelpaares ist bei Succinea äusserlich kaum zu erkennen.

Das Osphradium der Basommatophora ist im Schlüpfstadium noch klein; bei *Limnaea* ist die spätere Zweiteilung erst angedeutet.

Gonaden: Im Gegensatz zu den Prosobranchiern, wo die Gonaden im Schlüpfmoment meistens fehlen, sind bei allen untersuchten Pulmonaten-Arten Teile davon im Schlüpfstadium angelegt. Bei *Physa*, *Limnaea*, *Helix*, *Deroceras* und *Succinea* ist die Zwitterdrüse bereits deutlich ausgebildet. Vermutlich ist sie auch bei *Planorbis*, *Arianta*, *Achatina* und *Arion* in Form weniger undifferenzierter Zellen angelegt. Man müsste sie bei diesen Arten jedoch von Postembryonalstadien, in welchen sie deutlich erkennbar ist, zurück verfolgen, um ihre Anlage im Schlüpfstadium zu finden.

Spermovidukt- oder Oviduktanlage und Penisanlage sind, ausser bei *Planorbis*, bei allen Arten zu erkennen.

Bei *Succinea* weist die Oviduktanlage eine eigene Öffnung nach aussen auf, welche caudal von der Öffnung der Penisanlage liegt. Beim Adulttier sind beide zu einer gemeinsamen Öffnung vereinigt.

Generelles: Nach Bloch (1938) fallen der Abbau des Eiklarsackes und der Nuchalzellen und die Ausdifferenzierung der Mitteldarmdrüse bei den Basommatophora ungefähr in die Zeit des Ausschlüpfens. Wenn diese Vorgänge sich oft mehr oder weniger über das Schlüpfen hinausziehen, so sei das mit dem beträchtlichen Variieren des Schlüpfmomentes zu begründen. Wie Dawydoff (1928) betrachtet Bloch die Metamorphose im Schlüpfstadium als beendet.

Unser Vergleich Schlüpfstadium-Adulttier zeigt aber, dass die Metamorphose der Pulmonaten im Schlüpfstadium trotz äusserlicher Adultähnlichkeit noch nicht abgeschlossen ist. Die Variabilität in der Ausbildung der Organe ist im Schlüpfstadium gering (vgl. p. 386). Sie kann, entgegen der Annahme von Bloch, nicht als Erklärung für das Weiterbestehen von Eiklarsack und Nuchalzellen nach dem Schlüpfen gelten. Im Schlüpfmoment sind zudem noch Reste anderer Larvalorgane vorhanden.

C. Die Mitteldarmdrüse

Im Schlüpfstadium sind sowohl in topographischer als auch in histologischer Hinsicht zwischen den verschiedenen Pulmonatenfamilien Unterschiede zu beobachten.

1. *Die Lage der Mitteldarmdrüsendivertikel*

Die Mitteldarmdrüsendivertikel werden von der Torsion nur wenig berührt. Sie ändern ihre Lage in Bezug auf die Körperachse vor allem in Folge des Wachstums der Schale (Volution). Bei Tieren, deren Schalenspirale im Schlüpf-

moment noch in einer Ebene liegt, haben die Mitteldarmdrüsendivertikel ihre ursprüngliche Lage nahezu beibehalten: Der Divertikel I liegt links, der Divertikel II rechts der Körperachse. Diese Verhältnisse sind bei den Heliciden zu beobachten. Bei *Planorbis* haben die Mitteldarmdrüsendivertikel aus dem gleichen Grund ebenfalls ihre ursprüngliche Lage beibehalten. Da *Planorbis* aber eine linksgewundene Schnecke ist, liegt dementsprechend der Abschnitt I rechts, der Abschnitt II links der Körperachse (vgl. Abb. 48).

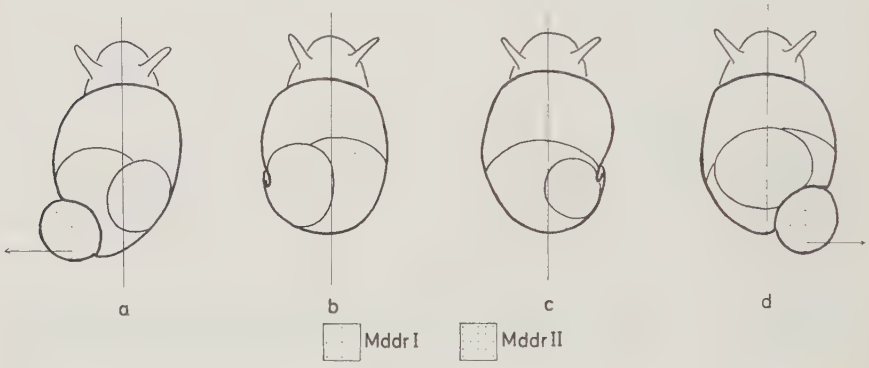

Abb. 48.

Schematische Darstellung der Lage der Mitteldarmdrüsendivertikel im Schlüpfstadium bei schalentragenden Formen:
a.: *Physa*, b.: *Planorbis*, c.: *Helix*, d.: *Limnaea*.
Ansicht von dorsal. Erklärung im Text.

Pulmonaten, deren Schalenspirale bereits im Schlüpfstadium längs der Spindelachse auseinandergezogen ist, wie z.B. *Limnaea*, *Physa*, *Achatina* und *Succinea*, zeigen andere Verhältnisse. Der ursprünglich linke Mitteldarmdrüsendivertikel I, welcher in der ersten Schalenwindung liegt, wird mit dem Wachstum der Schale mehr oder weniger auf die rechte Seite der Körperachse gezogen. Der Divertikel II kommt dorsal oder links vom Magen zu liegen. Diese Situation liegt bei *Limnaea* und *Achatina* vor. *Physa*, eine linksgewundene Schnecke, weist spiegelbildliche Anordnung auf (Abb. 48*a*.). Bei *Succinea*, welche erst ¾ Schalenwindung aufweist, ist erst ein kleiner Teil des Mitteldarmdrüsendivertikels I ventral vom Magen nach rechts hinübergezogen worden. Die cephale Lage des Divertikels I bei *Succinea* steht mit der Schalenform in enger Beziehung: Auf Kosten der Windungszahl ist die Schale stark gegen cephal erweitert (Abb. 42).

Bei den Nacktschnecken *Arion* und *Deroceras* findet man andere Verhältnisse. Die Lage der Mitteldarmdrüsendivertikel hängt hier von der Lage und Grösse der Enddarmschlingen ab und kann nach Simroth und Hoffmann (1928) von Gattung zu Gattung variieren.

2. *Histologische Befunde*

A. *Eiklarspeicherung*

Die Aufnahme von Deutolecith dauert bei den Pulmonaten im Gegensatz zu den Prosobranchiern, wo oft besondere Fresstadien ausgebildet werden, während der ganzen Embryonalzeit mehr oder weniger gleichmässig an. Die Limaciden durchlaufen nach Weiss kurz vor dem Schlüpfen eine Phase besonders starker Eiklaraufnahme.

Das Eiklar wird in die Zellen und Lumina der schon bestehenden Mitteldarmdrüsenepithelien und der Eiklarsäcke aufgenommen. Der Magen ist meistens ebenfalls an der Eiklarspeicherung beteiligt.

Nach dem Ort der Speicherung des Eiklars sind im Schlüpfstadium zwei Möglichkeiten zu unterscheiden: a. Speicherung hauptsächlich im Eiklarsack und b. Speicherung hauptsächlich in den Mitteldarmdrüsenepithelien. Das Eiklar kann intrazellulär in die Zellen des Eiklarsackes und der Mitteldarmdrüsenepithelien eingelagert werden und extrazellulär in deren Lumina.

a. *Speicherung im Eiklarsack*

In diese Gruppe gehören die Basommatophora, die Heliciden und *Succinea*. Der Eiklarsack bildet im Schlüpfstadium den grössten Teil der prospektiven Mitteldarmdrüse, ausser bei *Physa*, wo der Eiklarabbau schon weiter fortgeschritten ist. In den schon bestehenden Mitteldarmdrüsenepithelien sind wenige oder gar keine Eiklarzellen vorhanden. Bei den Basommatophora erfolgt die Eiklarspeicherung hauptsächlich intrazellulär. Das kleine Lumen des Eiklarsackes, welches von Mitteldarmdrüsenepithel überdeckt ist, enthält nur wenig Eiklar.

Bei den Stylommatophora *Arianta*, *Helix* und *Succinea*, welche entsprechend ihrem grossen Eidurchmesser (vgl. Tab. II) eine viel grössere Menge Eiklar aufgenommen haben, wird das Eiklar einerseits in die Zellen, anderseits vor allem aber in das riesige Lumen des Eiklarsackes aufgenommen. Das kleine Lumen des Mitteldarmdrüsendivertikels II ist nur wenig an der Eiklarspeicherung beteiligt.

b. *Speicherung in den Mitteldarmdrüsendivertikeln*

Bei denjenigen Arten, welche sich in diese Gruppe einreihen lassen, ist der Eiklarsack im Schlüpfstadium zwar ebenfalls noch vorhanden, die bereits bestehenden Drüsenepithelien bilden jedoch den grösseren Teil der Mitteldarmdrüse. In ihnen sind viele Eiklarzellen ausgebildet. *Arion* und *Achatina* speichern das Eiklar hauptsächlich intrazellulär: Das Epithel beider Mitteldarmdrüsendivertikel ist follikulär gegliedert und enthält viele Eiklarzellen; es umschliesst nur ein

kleines Lumen. Bei *Deroceras* dagegen ist das Eiklar vor allem in die Lumina der Mitteldarmdrüsendivertikel aufgenommen worden: In beiden Divertikeln stellt das Mitteldarmdrüsenepithel einen ungegliederten Sack dar, dessen Lumen mit Eiklar angefüllt ist. Die Zahl der Eiklarzellen ist hier wesentlich kleiner als bei *Arion* und *Achatina*. Der Magen ist ebenfalls an der Eiklarspeicherung beteiligt und darum relativ gross (vgl. Weiss).

B. *Zur Histogenese der Mitteldarmdrüse*

Nach Cumin entsteht bei *Limnaea* das definitive Mitteldarmdrüsenepithel einerseits durch Auswachsen aus Magendivertikeln und anderseits aus den sich in SR-Zellen umwandelnden Zellen der Eiklarsäcke. Die Eiklarzellen, welche an die aus Magendivertikeln entstandenen Mitteldarmdrüsenepithelien anstossen, teilen sich am 8. Embryonaltag amitotisch und verkleinern sich. Der Differenzierungsprozess dieser Zellen zu SR-Zellen ist am 8. Postembryonaltag abgeschlossen. Die aus Magendivertikeln entstandenen Drüsenepithelien bilden keine Eiklarzellen aus; sie entwickeln direkt die adulten Strukturen.

Im Schlüpfstadium sind in ihnen die drei Zellsorten der adulten Drüse bereits erkennbar. Die Zellen der Eiklarsäcke hingegen sind im Schlüpfmoment erst wenig verkleinert, sie sind noch nicht zu SR-Zellen umgewandelt. Darum beobachtet man keinen kontinuierlichen Übergang Eiklarsack-Mitteldarmdrüsenepithel. Ähnliche Verhältnisse zeigen die Schlüpfstadien von *Planorbis* und *Physa*. Ihre Mitteldarmdrüsenentwicklung ist wohl mit derjenigen von *Limnaea* vergleichbar.

Bei den Stylommatophora entsteht der Mitteldarmdrüsenabschnitt II lediglich aus einem Magendivertikel, während der Abschnitt I aus dem Eiklarsack und einem daran anschliessenden Magendivertikel gebildet wird (vgl. Weiss, 1968). Bei *Deroceras* verläuft der Übergang Eiklarsack-Mitteldarmdrüsenepithel kontinuierlich, weil einerseits das Drüsenepithel Eiklarzellen ausgebildet hat und anderseits die Zellen des Eiklarorgans bereits stark verkleinert sind. Im Schlüpfstadium sind in den Drüsenepithelien die von Weiss beschriebenen Umwandlungsstadien der Eiklarzellen zu SR-Zellen zu beobachten und auch in den proximalen Zellen des Eiklarsackes hat die Umstrukturierung begonnen.

Bei den Heliciden enthalten die Drüsenepithelien beider Mitteldarmdrüsendivertikel im Schlüpfstadium wenig Eiklarzellen. In der Randzone gegen das Mitteldarmdrüsenepithel sind im Eiklarsack Zellen in verschiedenen Umwandlungsstadien zu SR-Zellen zu beobachten, ähnlich wie bei *Deroceras*. Das deutet darauf hin, dass auch bei den Heliciden der Eiklarsack zu einem Teil der adulten Mitteldarmdrüse umgebildet wird. Während Weiss auch für *Arion* zeigt, dass der Eiklarsack zu einem Teil der adulten Mitteldarmdrüse umgebildet wird, ist der Abbau der Eiklarzellen in den Mitteldarmdrüsenepithelien noch nicht restlos

geklärt: Im Schlüpfstadium sind junge SR-Zellen neben grösseren Eiklarzellen zu beobachten. Eiklarzellen im Umwandlungsstadium 1.) fehlen. Die Eiklarzellen im Mitteldarmdrüsenepithel von *Achatina* zeigen ähnliche Umwandlungsstadien wie diejenigen von *Deroceras*. In den Zellen des Eiklarsackes sind kleine Randvakuolen zu beobachten, was ebenfalls auf eine Umstrukturierung zu SR-Zellen hindeutet.

Nach GHOSE (1962) entstehen bei ersterer Art die beiden Mitteldarmdrüsenabschnitte aus Magendivertikeln. Er beschreibt weiter eine larvale Mitteldarmdrüse (larval digestive gland), welche neben dem Magen aus dem Urdarm entstehen soll. Sie nimmt nach GHOSE Eiklar auf, verdaut es und degeneriert vor dem Schlüpfen. Schnittserien an einem ca. 11-tägigen Embryo zeigen, dass die „larvale Mitteldarmdrüse" mit dem grösseren Mitteldarmdrüsendivertikel I zusammenhängt. Wir vermuten darum, dass die „larval digestive gland" von GHOSE mit dem Eiklarsack identisch ist, dessen Rest wir im Schlüpfstadium vorfinden, und der durch das Wachstum des Tieres ins Schaleninnere verlagert worden ist. Es ist also anzunehmen, dass die Mitteldarmdrüsenentwicklung von *Achatina* ähnlich wie diejenige von *Deroceras* verläuft und damit die Behauptung von GHOSE, nach welcher *Achatina* einen einzigartigen Sonderfall darstellen würde, unrichtig ist. Die Mitteldarmdrüse von *Succinea* im Schlüpfstadium ist von denjenigen der beschriebenen Stylommatophora stark verschieden. Der Eiklarsack, welcher in die cephale Region des Tieres vorgeschoben und gegen das bereits bestehende Drüsenepithel des Divertikels I fast ganz abgeschlossen ist, besteht aus grossen Eiklarzellen. Nur in der caudalen Region, wo das Mitteldarmdrüsenepithel an den Eiklarsack grenzt, sind kleinere Eiklarzellen zu beobachten, welche auf eine Umwandlung zu SR-Zellen hindeuten. Das Drüsenepithel beider Divertikel ist dafür nahezu adult ausdifferenziert.

Die vorliegenden Ergebnisse unterstützen die Vermutung von CUMIN, dass es sich beim Eiklarsack von Stylo- und Basommatophora um homologe Bildungen handle. Eine genaue Untersuchung der Mitteldarmdrüsengenese ist mindestens bei *Achatina* und *Succinea* noch erforderlich.

D. Über den Einfluss des Eiklars auf die Entwicklung

In verschiedenen vornehmlich den Prosobranchiern gewidmeten Arbeiten weisen FIORONI (1965 ff) und PORTMANN (1925 ff) auf den Einfluss hin, welcher der Reichtum an embryonalem Nährstoff auf die Entwicklung der Organe bei Gastropoden haben kann. Besonders die Entwicklung derjenigen Organe, welche als Nährstoffreservoir dienen, wird verzögert, aber auch die dem Nährsack benachbarten Organe können geweblich verspätet ausdifferenziert werden. Bei den vorliegenden Pulmonaten-Arten ist der cephale Abschnitt der Tiere im

Schlüpfstadium gut entwickelt, während der caudale Teil embryonale Züge aufweist:

Tentakel und Mundapparatur sind meistens wie beim Adulttier ausgebildet. Die Ganglien zeigen starke positive Allometrie. Die caudal liegende Mitteldarmdrüse und die Gonaden sind noch nicht fertig ausdifferenziert. Die in der Entwicklung deutliche Bevorzugung des cephalen Pols lässt sich wohl durch die Anforderungen erklären, welche an das Schlüpfstadium gestellt sind (vgl. FIORONI und PORTMANN, 1968):

- Zum Schlüpfen öffnet die Schnecke die Eihülle selbständig mit Hilfe der Radula.
- Nach dem Schlüpfen wird die Atemhöhle mit Luft gefüllt, wobei die Basommatophora zur Wasseroberfläche steigen müssen.
- Die Stylommatophora suchen nach dem Schlüpfen feuchte Standorte auf.
- Die Jungtiere müssen nach Nahrung suchen.

Diese Aktiväten erfordern grössere nervöse Leistungen und erklären wohl auch die positive Allometrie des Nervensystems.

Bei allen untersuchten Arten ausser bei *Succinea* ist die Hauptmasse des unverarbeiteten Eiklars im caudalen Teil des Jungtieres gelagert. Die Ausbildung des definitiven Mitteldarmdrüsenepithels wird dadurch verzögert. Bei *Physa* ist ein grosser Teil des Eiklars im Schlüpfmoment schon verarbeitet. Dementsprechend ist das schon bestehende Mitteldarmdrüsenepithel in der Ausdifferenzierung weit fortgeschritten. Andere Verhältnisse liegen bei *Succinea* vor: Der Eiklarsack ist in die mittlere und cephale Region der Jungschnecke verlagert. Das schon bestehende Mitteldarmdrüsenepithel in der caudalen Region ist an der Eiklarspeicherung wenig beteiligt und zeigt nahezu adulten Bau. Durch die Verlagerung des Eiklarsackes nach cephal wird sein hemmender Einfluss auf das Mitteldarmdrüsenepithel eingeschränkt.

Eine ähnliche Situation ist bei den Prosobranchiern *Cochlostoma* und *Ampullarius* zu beobachten (vgl. FIORONI, 1970). Beim Prosobranchier *Pomatias* wird das Eiklar nach CREEK (1951) sogar in vom Darmtrakt unabhängige Kopfblasenzellen eingelagert. *Pomatias* stellt somit einen Sonderfall dar, was allerdings neu überprüft werden sollte, da CREEK nicht beschreibt, wie das eingelagerte Eiklar verarbeitet wird. Bei *Succinea* hat die Verlagerung des Eiklarsackes nach cephal möglicherweise einen retardierenden Einfluss auf die Ausbildung der Tentakel, welche im Schlüpfmoment, im Gegensatz zu denjenigen der andern untersuchten Pulmonaten, noch nicht fertig ausgebildet sind (vgl. p. 381).

Die Prosobranchiereier enthalten wesentlich mehr Dotter als die Pulmonateneier. Auch bei Formen mit Nähreier- oder Eiklaraufnahme wie z.B. *Buccinum*

oder *Fusus* sind im Ei grössere Dottermengen vorhanden, welche während der Embryonaleperiode in den Dottermacromeren gespeichert werden. Oft werden diese erst nach dem Schlüpfen abgebaut. Der Darmtrakt zeigt bei den Prosobranchiern darum meist einen stärkeren larvalen Charakter als bei den Pulmonaten, wo der spärlich vorhandene Dotter schon in frühen embryonalen Perioden abgebaut wird.

Nach Fioroni (1971) kann bei allen Mollusken ein Zusammenhang zwischen der Menge embryonalen Nährstoffes und der Grösse des Schlüpfstadiums gefunden werden: Je grösser der Nahrungsvorrat ist, desto grösser wird auch das Schlüpfstadium. Bei schalentragenden Gastropoden kann diese Beziehung an einem Vergleich der Schalenlängen im Schlüpfstadium mit dem Totalei-Durchmesser gezeigt werden. Wie Tab. II zeigt, sind auch bei den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Pulmonaten Totalei-Durchmesser und Schalenlänge im Schlüpfmoment zueinander direkt proportional. Grösserer Eiklarreichtum hat also ein grösseres Schlüpfstadium zur Folge.

Im Schlüpfmoment zeigen diejenigen Pulmonaten mit starker Eiklaraufnahme gegenüber denjenigen, welche weniger Eiklar zur Verfügung haben, in der Ausbildung der innern Organe wenig Unterschiede:

— *Physa*, welche unter den vorliegenden Pulmonaten das kleinste Totalei besitzt, und somit am wenigsten Eiklar aufgenommen hat, zeigt eine etwas weiter entwickelte Mitteldarmregion als die übrigen Arten. Der Eiklarsack ist im Schlüpfstadium relativ klein und im Mitteldarmdrüsenepithel findet man bereits gut ausdifferenzierte Zellen.

— Die Basommatophora speichern das Eiklar in ähnlicher Weise wie die Stylommatophora *Arianta* und *Helix* (vgl. p. 391, 392). Sie weisen jedoch ein kleineres Totalei auf und vermögen praktisch sämtliches Eiklar in den Zellen des Eiklarsackes einzulagern. Bei den Heliciden, deren Reichtum an Deutolecith wesentlich grösser ist, genügt die intrazelluläre Speicherung nicht, ihr Eiklarsack enthält ein grosses, mit Eiklar gefülltes Lumen.

Die übrigen Unterschiede, welche in der Ausbildung der Mitteldarmdrüsen zu beobachten sind, können nicht mit dem verschieden grossen Eiklarreichtum der Eier erklärt werden:

Bei *Succinea* ist die praktisch definitive Ausbildung der schon bestehenden Mitteldarmdrüsenepithelien auf die Verlagerung des Eiklarsackes nach cephal zurückzuführen (vgl. p. 394).

Die Eier von *Helix* und *Achatina* weisen vergleichbare Mengen Eiklar auf; im Schlüpfstadium findet man jedoch ganz unterschiedliche Mitteldarmdrüsenformen vor (vgl. p. 391, 392). *Arianta* dagegen, deren Totalei etwa halb so gross wie dasjenige von Helix ist, zeigt ähnliche Verhältnisse wie diese. Weiss hat für

die Arioniden und Limaciden dargelegt, dass die Eiklarspeicherung innerhalb der Familien einheitlich verläuft, dass aber zwischen den Familien diesbezüglich prinzipielle Unterschiede bestehen. Das dürfte auch für die Heliciden und die Achatiniden gelten. Möglicherweise besteht zwischen der Form der Schale und dem Ort der Eiklarspeicherung mindestens bei schalentragenden Stylommatophoren ein Zusammenhang: Die Schalen von *Arianta* und *Helix* weisen im Schlüpfstadium 1½ Windungen auf, während diejenige von *Achatina* bereits 2¾ Umgänge zählt. Die Entwicklungszeit und die Schalenlänge im Schlüpfmoment von *Achatina* sind jedoch mit den für *Helix* gefundenen Werten vergleichbar. Das Eiklarorgan ist bei *Achatina* in den frühen Embryonalperioden als länglicher Sack ausgebildet und ragt cephal noch während längerer Zeit aus der Schale hervor (vgl. Ghose, 1962). Dagegen ist der Eiklarsack bei *Helix* nach Fol (1880) kugelig ausgebildet. Die Verlagerung des Eiklarorgans nach aussen erlaubt bei *Achatina* möglicherweise die ungehemmte Entwicklung der Schale und des prospektiven Mitteldarmdrüsenepithels.

Dieses wird hier im Gegensatz zu *Succinea* zur Eiklarspeicherung herangezogen und weist darum noch nicht adulte Strukturen auf.

Auch bei *Succinea* ist die Form der Schale mit der Lage des Eiklarorgans verbunden: Die Schale weist im Schlüpfmoment erst ¾ Windungen auf und ist gegen cephal stark erweitert.

Zusammenfassung

1. Die Topographie und Histologie der Schlüpfstadien von neun Pulmonaten-Arten werden detailliert beschrieben.
2. Es wird gezeigt, dass bei allen untersuchten Arten das Schlüpfstadium nur äusserlich adultähnlich ist, während die Organe noch viele embryonale Merkmale aufweisen: Der Ganglienkomplex zeigt die für viele Avertebraten typische positive Allometrie. Die Entwicklung der Mitteldarmdrüse ist noch nicht beendet. Urnierenreste und Nuchalzellen sind bei den meisten Arten noch nicht endgültig abgebaut. Das Dach der Atemhöhle weist erst Blutlakunen auf. Die Gonaden sind erst wenig weit entwickelt.
3. Die Variabilität im Schlüpfstadium ist innerhalb der Art gering.
4. Nuchalzellen, welche innerhalb der Pulmonaten ausser bei den Basommatophora bisher nur für *Achatina* beschrieben worden sind, kommen im Schlüpfstadium, ausser bei *Arion*, bei allen untersuchten Stylommatophora vor.
5. Die Eiklarspeicherung wird bei den verschiedenen Pulmonaten-Arten unterschiedlich gelöst: Bei den Basommatophora wird praktisch sämtliches Eiklar in die Zellen der Eiklarsäcke eingelagert. Bei *Helix*, *Arianta* und *Succinea* wird der Hauptteil des Eiklars im grossen Lumen des Eiklarorgans gespeichert.

Arion, *Achatina* und *Deroceras* nehmen den Deutolecith hauptsächlich in die schon bestehenden Mitteldarmdrüsenepithelien auf. Während er bei den ersteren vor allem intrazellulär eingelagert wird, speichert *Deroceras* das Eiklar in den Lumina der Mitteldarmdrüsendivertikel.

6. Der Eiklarsack dürfte bei allen Pulmonaten in einen Teil der definitiven Mitteldarmdrüse umgewandelt werden.
7. Der Reichtum an Eiklar verzögert die gewebliche Ausdifferenzierung der Mitteldarmdrüse. Bei *Succinea* wird die hemmende Wirkung eingeschränkt, da der Eiklarsack in die cephale Region verlagert ist.

Résumé

1. Le présent travail décrit en détail la topographie et l'histologie de neuf espèces de gastéropodes pulmonés au moment de l'éclosion.
2. A l'éclosion, l'animal ne ressemble qu'extérieurement à l'adulte, alors que les organes intérieurs portent encore beaucoup de traits embryonnaires: les ganglions sont relativement très grands comparés à ceux des adultes, ce qui est typique pour beaucoup d'invertébrés. Le développement de la glande digestive n'est pas encore terminé. Le pronéphros et les cellules nucales n'ont pas encore disparu définitivement. L'appareil reproducteur est peu développé.
3. La variabilité du développement des organes dans les divers espèces de Pulmonés est faible au moment de l'éclosion.
4. Les cellules nucales ont été décrites chez les Pulmonés exclusivement pour les Basommatophores et *Achatina*. Elles existent toutefois au moment de l'éclosion chez tous les Stylommatophores étudiés dans ce travail, à l'exception d'*Arion*.
5. Les aliments extra-embryonnaires résorbés sont accumulés, chez les divers Pulmonés, dans différentes parties. Chez les Basommatophores, presque toute la substance alimentaire se trouve à l'éclosion dans les grandes cellules du sac nourricier. Chez les Stylommatophores *Helix*, *Arianta* et *Succinea* la plus grande portion est incluse dans la large cavité du sac nourricier. Chez *Arion*, *Achatina* et *Deroceras* les aliments extra-embryonnaires sont accumulés dans la partie de la glande digestive déjà formée. Chez *Arion* et *Achatina* la substance alimentaire se trouve dans les cellules, tandis que chez *Deroceras* elle est accumulée dans la cavité de la glande digestive.
6. Vraisemblablement le sac nourricier se transforme chez tous les Pulmonés en une partie de la glande digestive.
7. La grande richesse des aliments extra-embryonnaire retarde le développement histologique de la glande digestive. Chez *Succinea*, l'effet répressif est réduit, parce que le sac nourricier est placé dans la région céphalique de l'animal.

Summary

1. In this work the topography and the histology of the hatching stage of nine species of Pulmonates are described in detail.
2. The hatching snails only ressemble the adults externally. The inner organs still show many embryonic structures: the ganglia are relatively large compared with the proportions of the adults. This is typical for many invertebrates. The development of the digestive gland is not yet finished. The pronephros and the nuchal cells are not completely removed. The genital system is only a little developed.
3. At hatching, the development of the organs within every species does not vary much.
4. In works concerning pulmonate snails, the nuchal cells are only known in the Basommatophora and *Achatina*. However, they exist in the hatching stage of all Stylommatophora examined in this work, with the exception of *Arion*.
5. The ingested extraembryonic nutriments are stored differently in the various species of pulmonate snails: with the Basommatophora practically all nutriment is resorbed by the cells of the nutritive sac. With the Stylommatophora *Helix*, *Arianta* and *Succinea* we mostly find it in the large lumen of the nutritive sac. *Arion*, *Achatina* and *Deroceras* store the main portion of nutriment in the already existing epithelia of the digestive glands. With *Arion* and *Achatina* the nutriments are kept principally intracellular, whereas with *Deroceras* they are accumulated mainly extracellular.
6. The nutritive sac is transferred in one part of the adult digestive gland most probably with all species of Pulmonates.
7. The large amount in extraembryonic nutriment retards the development of the definitive structure of the digestive gland. With *Succinea*, where the nutritive sac lies in the cephal part, the restraining effect is limited.

LITERATURVERZEICHNIS

Beneden, P. J. van und A. Windischmann. 1841. Recherches sur l'embryogénie des Limaces. *Arch. Anat. Physiol.* 176-195.

Bloch, S. 1938. Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese von Süsswasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse. *Revue suisse Zool.* 45; 157-220.

Bobretzky, M. 1877. Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. *Arch. mikrosk. Anat.* 13: 95-169.

Brock, J. 1886. Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten, nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme. *Z. wiss. Zool.* 44: 333-395.

Carrick, R. 1939. The life-history and development of Agriolimax agrestis L. *Trans. R. Soc. Edinb.* 59: 563-597.

Creek, G. A. 1951. The reproductive system and embryology of the snail *Pomatias elegans* (Müller). *Proc. zool. Soc. Lond.* 121: 599-640.

Cumin, R. 1972. Normentafel zur Organogenese von *Limnaea stagnalis* L. mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse. *Revue suisse Zool.* 79: 709-774.

Dawydoff, C. 1928. Traité d'embryologie comparée des Invertébrés. *Masson, Paris.*

Eisig, H. 1869. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von *Lymnaeus. Z. wiss. Zool.* 19: 297-321.

Fioroni, P. 1965. Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen Nassa-Arten. *Revue suisse Zool.* 72: 543-568.

Fioroni, P. 1965*a*. Zur embryonalen Entwicklung von *Philbertia* (Gastropoda, Prosobr., Conidae). *Verh. naturf. Ges. Basel* 76: 207-219.

Fioroni, P. 1966. Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda). *Revue suisse Zool.* 73: 621-876.

Fioroni, P. 1967. Quelques aspects de l'embryogenèse des Prosobranches (Mollusca, Gastropoda). *Vie Milieu* 18 (A): 153-174.

Fioroni, P. 1967*a*. Molluskenembryologie und allgemeine Entwicklungsgeschichte. *Verh. naturf. Ges. Basel* 78: 283-307.

Fioroni, P. 1970. Umwegige Entwicklung. *Naturw. Rdsch.* 23: 352-360.

Fioroni, P. 1971. Die Entwicklungstypen der Mollusken, eine vergleichend-embryologische Studie. *Z. wiss. Zool.* 182: 263-394.

Fioroni, P. und A. Portmann. 1968. Zur Morphogenese der Verdauungsorgane und der Larvalorgane von Fusus (Gastropoda, Prosobr.). *Revue suisse Zool.* 75: 833-882.

Fol, H. 1880. Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. *Arch. Zool. exp. gén.* 8: 103-222.

Fraser, A. L. 1946. The embryology of the reproductive system of *Limnaea stagnalis apressa* Say. *Trans. Am. microsc. Soc.* 65: 279-298.

Gegenbaur, C. 1851. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden. *Z. wiss. Zool.* 3: 371-415.

Geyer, D. 1927. Unsere Land- und Süsswassermollusken. 3. Aufl. *Stuttgart.*

Ghose, K. C. 1962. Origin and development of the digestive system of the giant land snail *Achatina fulica* Bowdich. *Proc. R. Soc. Edinb.* 68: 186-207.

Ghose, K. C. 1963. Embryogenesis and larval organs of the giant land snail *Achatina fulica* Bowdich. *Proc. R. Soc. Edinb.* 69: 237-260.

Ghose, K. C. 1963*a*. Morphogenesis of the pericardium and heart, kidney and ureter, and gonad and gonoduct in the giant land snail *Achatina fulica* Bowdich. *Proc. zool. Soc. Beng.* 16: 201-214.

Hyman, H. 1967. The Invertebrates, Mollusca I. B. VI, *New York.*

Jourdain, M. S. 1884. Sur le développement du tube digestif des Limaciens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 98: 1553-1556.

Klotz, J. 1889. Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von *Lymnaea. Jena. Z. Naturw.* 23: 1-40.

KORSCHELT, E. und K. HEIDER. 1936. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. 2. Bd. *Jena.*

KÜNKEL, K. 1908. Vermehrung und Lebensdauer der Nacktschnecken. Vortrag. *Engelmann, Leipzig.*

KÜNKEL, K. 1916. Zur Biologie der Lungenschnecken. *Heidelberg.*

LARAMBERQUE, M. de. 1957. Quelques aspects de la métamorphose chez les Gastéropodes. *Act. Soc. linn. Bordeaux* 97: 1-11.

MEISENHEIMER, J. 1898. Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus* L. II. Teil. *Z. wiss. Zool.* 63: 573-664.

MEISENHEIMER, J. 1907. Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von *Helix pomatia. Zool. Jb.* 25: 461-502.

MEISENHEIMER, J. 1912. Die Weinbergschnecke. *Leipzig.*

MEURON, P. de. 1884. Sur les organes rénaux des embryons d'*Helix. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 98: 693-695.

NEKRASSOW, A. D. 1928. Vergleichende Morphologie der Laiche von Süsswassergastropoden. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 13: 1-35.

PABST, H. 1914. Entwicklung des Genitalapparates von *Arion empiricorum* Fér. *Zool. Jb. Abt.* Anat. 38: 465-508.

PIERROT, J. L. 1938. La confection du nid et la ponte chez *Helix pomatia. Revue suisse Zool.* 45: 221-235.

PORTMANN, A. 1925. Der Einfluss der Nähreier auf die Larvenentwicklung von *Buccinum* und *Purpura. Z. Morph. Ökol. Tiere* 3: 526-541.

PORTMANN, A. 1932. Die Larvenmerkmale des Darmkanals von *Fusus. Verh. schweiz. naturf. Ges.* 113: 387-389.

PORTMANN, A. 1955. La métamorphose « abritée » de *Fusus* (Gastropoda, Prosobran.). *Revue suisse Zool.* 62, Suppl.: 236-252.

PORTMANN, A. und E. SANDMEIER. 1965. Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nähreiern bei *Buccinum, Murex* und *Nucella* (Gastr., Prosobranchia). *Revue suisse Zool.* 72: 187-204.

RABL, C. 1875. Die Ontogenie der Süsswasserpulmonaten. *Jena Z. Naturw.* 9: 195-240.

RABL, C. 1879. Über die Entwicklung der Tellerschnecke. *Morph. Jb.* 5: 562-660.

RAVEN, Ch. P. 1966. Morphogenesis: The analysis of molluscan development. 2nd ed., *Oxford.*

RÉGONDEAU, J. 1964. Origine embryonnaire de la cavité pulmonaire de Limnaea stagnalis L. Considérations particulières sur la morphogenèse de la commissure viscérale. *Bull. biol. Fr. Belg.* 98: 433-471.

SCHMIDT, F. 1894. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophora. *Zool. Jb., Abt.* Anat. 8: 318-341.

SCHMIDT, O. 1851. Über die Entwicklung von *Limax agrestis. Arch. Anat. Physiol.*: 278-290.

SCHÖTTLI, G. 1970. Analytische Untersuchungen über den Stoffwechsel von Metallionen an *Arion rufus* (Gastropoda, Pulmonata). *Diss. Basel.*

SIMROTH, H. und H. HOFFMANN. 1928. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 3. Bd. Mollusca. *Leipzig.*

SUMNER, A. T. 1965. The cytology and histochemistry of the digestive gland cells of *Helix. Q. Jl. microsc. Sci.* 106: 173-192.

SUMNER, A. T. 1966. The fine structure of digestive-gland cells of *Helix, Succinea* and *Testacella. Jl. R. microsc. Soc.* 85: 181-192.

THIELE, G. 1953. Vergleichende Untersuchungen über den Feinbau und die Funktion der Mitteldarmdrüse einheimischer Gastropoden. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 38: 87-138.

WEISS, M. 1968. Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung des Mitteldarmes bei Limaciden und Arioniden (Gastropoda, Pulmonata). *Revue suisse Zool.* 75: 157-226.

WIERZEJSKI, A. 1905. Embryologie von *Physa fontinalis* L. *Z. wiss. Zool.*, 83, 502-706.

Adresse de l'auteur :

Zoologisches Institut
der Universität
Hüfferstr. 1
D-44 Münster/Westfalen
Deutschland.

Verzeichnis der Abkrüzungen in den Abbildungen

AH	Atemhöhle
AL	Atemloch
An	Anus
At	Atrium
Au	Auge
BG	Buccalganglion
BuM	Buccalmasse
CG	Cerebralganglion
Ed	Enddarm
EKS	Eiklarsack
EKVak	Eiklarvakuole
EKZ	Eiklarzelle
F	Fuss
Fdr	Fussdrüse
H	Herz
K	Kern
Ki	Kiefer
Kr	Kropf
Ma	Magen
MddrE	Mitteldarmdrüsenepithel
Mddr I	Mitteldarmdrüsendivertikel I
Mddr II	Mitteldarmdrüsendivertikel II
N	Niere
NOe	Nierenöffnung
Nuk	Nukleolus
NuZe	Nuchalzelle
OA	Oviduktanlage
Oe	Oesophag
Os	Osphradium
PA	Penisanlage
PaG	Parietalganglion
Pc	Podocyste
PG	Pedalganglion
PlG	Pleuralganglion
R	Radula
Rhp	Renopericardialis
RT	Radulatasche
RVak	Randvakuole
S	Schale
Sch	Schild
SO	Spermoviduktanlage
Spdr	Speicheldrüse
SpdrA	Ausführgänge der Speicheldrüse
SS	Schalensack
Stc	Statocyste
TG	Tentakelganglion
UNR	Urnierenrest
UNZ	Urnierenzelle
Ur	Ureter
UZ	undifferenzierte Zelle
Vak	Vakuole
Ve	Ventrikel
VG	Visceralganglion
VOe I	Verbindungsöffnung Magen-Mitteldarmdrüsendivertikel I
VOe II	Verbindungsöffnung Magen-Mitteldarmdrüsendivertikel II
Z	Zwitterdrüse